РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ
ИННОВАЦИОННЫЙ ЦЕНТР ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

Н.П. ШИПИЛОВА, В.Г. ИВАЩЕНКО

СИСТЕМАТИКА И ДИАГНОСТИКА ГРИБОВ РОДА FUSARIUM НА ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУРАХ

Санкт-Петербург
2008

Систематика и диагностика грибов рода Fusarium на зерновых культурах. СПб, 2008, 84 с.

Надежда Петровна Шипилова
Владимир Гаврилович Иващенко

Рекомендовано к печати методической комиссией по фитопатологии Всероссийского НИИ защиты растений
Рецензент - кандидат биологических наук, Титова Юлия Анатольевна

В настоящем издании приведены сведения о грибах рода *Fusarium*, паразитирующих на зерновых культурах в различных регионах России. Освещаются таксономическое положение, основные таксономические системы и секции рода, методы выделения и определения этих грибов. Представлены сведения о морфолого-культуральных особенностях 18 видов грибов и синоптический ключ для их определения.
Работа выполнена в рамках ОНТП РАСХН (2006-2010 гг.).
Книга рассчитана на научных и практических работников в области микологии и защиты растений.

Введение

Грибы рода *Fusarium* распространены повсюду и занимают различные экологические ниши. Они встречаются в форме мицелия в жизнеспособных тканях подземных и надземных органов растений; в виде спородохиев на надземных частях растений; аскоспор и конидий в воздухе; хламидоспор в почве и перитециев на растительных остатках (Shyder, Hansen, 1965).

Эти грибы мало требовательны к условиям окружающей среды, чрезвычайно экологически пластичны. Это объясняется, во-первых, образованием нескольких типов спор, что увеличивает их шансы на выживание и распространение; во-вторых, наличием как парасексуального, так и полового процессов, что является важным источником генетического разнообразия и способностей к адаптациям и, в-третьих, наличием мощного ферментативного аппарата, позволяющего утилизировать различные субстраты. Таким образом, обладая изменчивостью и высокой адаптивностью, грибы рода *Fusarium* трудноискоренимы, несмотря на применение химических средств борьбы с ними (Hewett, 1974; Sidhu, 1983).

Большая изменчивость культуральных и морфологических признаков, являющихся основой для разграничения отдельных таксономических единиц в пределах этого рода, нередко затрудняет определение видовой принадлежности грибов. Тем более, что на территории России использовалась и используется только одна система, предложенная В.И.Билай (1955, 1977), которая не отрицается зарубежными микологами, работающими с этим родом. Вместе с тем, с положением отдельных видов в системе В.И.Билай, а также с их номенклатурой большинство специалистов не согласно.

В странах Европы и в Америке широко используются системы, предложенные К.Бусом (Booth, 1971, 1977), В.Герлахом и Х.Ниренберг (Gerlach, Nirenberg, 1982), П.Е.Нельсоном с соавторами (Nelson et al., 1983).

Некоторые виды, описанные в этих определителях, в системе В.И.Билай отсутствуют, не совпадают некоторые видовые названия, а также положение видов в секциях и наличие самих секций; отсутствуют некоторые морфологические характеристики, которые лежат в основе идентификации видов. Все это крайне затрудняет практическую оценку, приводит к несогласованности результатов исследований.

В этой связи, авторы сочли целесообразным дополнить издание, планируемое как “Определитель грибов рода *Fusarium* на хлебных злаках в России”, систематическими сведениями в свете современных представлений о таксономическом положении видов и самого рода в Царстве Грибов.

Основанием для переосмысления представлений и уточнения методических подходов в диагностике видов, послужили многолетние экспериментальные данные, полученные в лаборатории микологии и фитопатологии ГНУ ВИЗР (Всероссийского НИИ защиты растений) при анализе видового состава грибов рода *Fusarium*, паразитирующих на зерновых злаках в различных эколого-географических зонах России. Установление таксономической принадлежности грибов осуществлялось в соответствии с номенклатурой, принятой в настоящее

время в других странах мира.

Таксономическое положение рода

Й.Х.Ф.Линк (Link), впервые описавший род *Fusarium* в 1809 году, приводит следующую характеристику этого рода: “Имеется ложе, состоящее из хлопьевидных разветвленных дерновинок. Споры веретенообразные, заостренные”. Изогнутости конидий в его диагнозе не уделялось должного внимания. На этот признак впервые обратил внимание Д.Ф.Л.Шлехтендаль (Schlehtendale, 1824); впоследствии А.К.Й.Корда (Corda, 1829), описывая многие формы, указывает на изогнутость конидий. Его классификация в отношении этого рода сводилась к следующему: ”Конидии веретенообразные, изогнутые, иногда прямые” (цит. по Н.А.Наумову, 1916).

Согласно авторам (Hawksworth et al., 1995, Kirk et al., 2001) восьмого и девятого изданий ”Словаря грибов” Дж.Эйнсворта и Х.Бисби (“Ainsworth & Bisby’s Dictionary of the Fungi”, 1995, 2001) и К.Бусу (Booth, 1971), род *Fusarium* Link (1809) имеет следующую характеристику: широко распространенные сапротрофы и паразиты. Этот важный род имеет веретеновидные, изогнутые макроконидии с ножковидным основанием, образующиеся на разветвленных конидиеносцах в слизистых массах (спородохиях). Небольшие 0-1 септированные микроконидии и хламидоспоры. Мицелий и конидии, в основном, светлоокрашенные.

Мицелий у грибов рода *Fusarium* - септированный, гаплоидный, состоящий обычно из многоядерных клеток, хорошо развит, но иногда выражен слабо. Мицелий чаще белый, розовый, светлокремовый, может иметь различные оттенки красного (карминовый, малиновый и т.п.), желтого и фиолетового цветов.

Биологическое разнообразие поддерживается гетерокариозом, парасексуальным и половым процессами (Buxton, 1954; Sidhu, 1983).

Согласно Международному кодексу Ботанической номенклатуры род включает секции, виды и разновидности (Windels, 1991).

Род *Fusarium* входит в отдел *Ascomycota* - сумчатые грибы. Для сумчатых грибов характерно: наличие сумки (аска) с эндогенными аскоспорами, которые образуются в результате полового процесса и присутствие ламеллярных двуслойных клеточных стенок с тонким электронно-плотным наружным слоем и относительно толстым электронно-прозрачным внутренним слоем. Состав клеточной стенки - хитин и β - глюкан (Гарибова, 1999).

В отделе *Ascomycota* род *Fusarium* входит в порядок *Hypocreales* (Hawksworth et al., 1995). Для порядка *Hypocreales* свойственно образование перитециев, содержащих сумки (аски) с фиксированным числом аскоспор (обычно 8). Перитеции обычно кувшиновидные или округлые, расположены одиночно или группами. Помимо сумок в перитеции образуются стерильные структуры - апикальные парафизы (Сидорова, 1976).

Согласно авторам (Hawksworth et al., 1995) восьмого издания ”Словаря грибов” Дж.Эйнсворта и Х.Бисби (“Ainsworth & Bisby’s Dictionary of the Fungi”, 1995) род *Fusarium* представлен как - анаморфа *Hypocreaceae* De Not. (1844).

Названия стадий плеоморфных грибов (анаморфа и телеоморфа) предложены в 1977 году: анаморфа - для бесполых форм или морф; телеоморфа - для совершенных, “perfect”, т.е. половых форм или морф (Hawksworth et al., 1995).

Вместе с тем, согласно последнему Индексу Грибов (Index of Fungi), опубликованному в Интернете в 2004 году на сайте Международного Микологического Института (2004, CABI Bioscience (Incorporating IMI), род *Fusarium* входит в се-

мейство *Nectriaceae* и его таксономическое положение представлено как: *Nectriaceae, Hypocreales, Sordariomycetidae, Ascomycetes, Ascomycota.* В опубликованном Индексе Грибов, видовые названия грибов, имеющих в цикле развития совершенную стадию, приводятся по названию их телеоморфы. Таксономическое положение видов, зарегистрированных на территории России, согласно этому Индексу Грибов, представлено таблицей в разделе, посвященному их классификации. Следует отметить, что помимо того, что род *Fusarium* в Индексе Грибов входит в семейство *Nectriaceae* в отличие от словаря грибов (“Ainsworth & Bisby’s Dictionary of the Fungi”, 1995), где он рассматривается как представитель семейства *Hypocreaceae,* для отдельных видов приводится иное видовое название, чем во всех использованных нами определителях. Например, название вида *F. dimerum,* согласно этому Индексу - *Microdochium dimerum*, который отнесен в семейство *Hyponectriaceae*, порядок *Xylariales*. Вид *F. semitectum* получил другое название - *F. incarnatum.* Есть и другие отличия. Несовпадение позиций как в отношении размещения отдельных видов и рода в целом в порядке *Hypocreales* в рассмотренных публикациях свидетельствует о трудностях, которые встречаются при построении классификации плеоморфных грибов, особенно такого вариабельного по многим признакам, каким является род *Fusarium*. Вполне вероятно, что данные публикации не являются окончательными и некоторые позиции будут в дальнейшем пересмотрены. В настоящем издании при описании морфолого-культуральных признаков видов рода *Fusarium* мы придерживаемся традиционного описания видов этого рода по их анаморфе, т.к. речь идет именно об этой стадии гриба, с указанием телеоморфы у видов, имеющих ее в цикле развития.

Совершенные стадии (телеоморфы) у грибов рода *Fusarium* относятся к родам *Gibberella* Sacc. (1877) и *Nectria* (Fr.) Fr. (1849). Согласно П.М.Кирку с соавторами (Kirk P.M. et al., 2001), авторам девятого издания ”Словаря грибов” Дж. Эйнсворта и Х.Бисби (“Ainsworth & Bisby’s Dictionary of the *Fungi*”), род *Fusarium* в современной номенклатуре представлен как анаморфа *Gibberella*, *Nectria* (*Fusarium* Link (1809), anamorphic *Gibberella*, *Nectria*).

Во всех существующих на сегодняшний день таксономических системах в род *Fusarium* входит *F. nivale* (Fr.) Ces. Вместе с тем, согласно авторам (Hawksworth et al., 1995) восьмого издания “Словаря грибов”, *F. nivale* переведен в телеоморфный род *Monographella* Petr. (1924) как *Monographella nivalis* (Schaffnit) E.Muller. Анаморфному виду *F. nivale* было дано другое видовое название - *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels & Hallett (Windels, 1991). Вместе с тем, так как этот хорошо известный фитопатологам гриб, возбудитель снежной плесени зерновых культур, в большинстве изданий отечественной и зарубежной литературы рассматривается как представитель рода *Fusarium*, то мы посчитали целесообразным привести описание этого вида в данном издании, рассматривая его при этом, как *Microdochium nivale* (характеристика морфолого-культуральных признаков этого вида приводится в приложении). В опубликованном в Интернете Индексе Грибов (2004) название вида *F. nivale* (Fr.) Ces. приводится по его телеоморфе, как *Monographella nivalis* (Schaffnit) E.Muller var. *nivalis,* входящего в порядок *Hypocreales*, а *Microdochium nivale* и *F. nivale* приводятся в числе других синонимов вида.

На рисунке 1 изображены плодовые тела (перитеции) и аскоспоры, которые образуют грибы рода *Fusarium*.

Перитеции *Gibberella*, *Nectria* - поверхностные, со стромой или без нее. Род

Monographella отличается формированием перитециев, погруженных в ткань питающего растения.

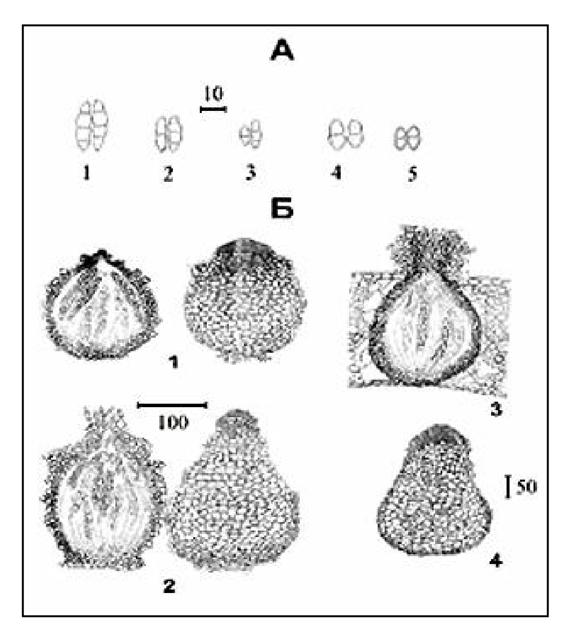


Рис. 1 Перитеции и аскоспоры у некоторых видов грибов рода *Fusarium* (по Messiaen, Cassini, 1968)

А: аскоспоры - 1) *Gibberella zeae;* 2) *Gibberella fujikuroi;*3) *Monographella nivalis;* 4) *Nectria haematococca;* 5) *Nectria episphaeria.*

Б: перитеции - 1) *Gibberella zeae;* 2) *Gibberella pulicaris;* 3) *Monographella nivalis;* 4) *Nectria haematococca.*

Примечание: У авторов рисунка Microdochium nivale рассматривается как F. nivale с телеоморфой Griphoshaeria nivalis.

В род *Gibberella* входят виды, сумки которых содержат аскоспоры с 1-3 перегородками. Перитеции - фиолетово-синие или сине-черные. Род *Nectria* характеризуется аскоспорами с 1 перегородкой. Перитеции - бледнооранжевые, яркокрасные, или коричневые (Booth, 1971, 1981; Билай, 1977; Nelson et al., 1983).

Виды рода *Fusarium*, имеющие совершенную стадию, разделяются на гомоталличные и гетероталличные, отличающиеся по условиям половой репродукции. Гомоталличными* являются группа 2 *F. graminearum*, некоторые изоляты *F. solani* и *F. subglutinans*; гетероталличными - *F. acuminatum*, *F. sambucinum*, *F. heterosporum*, *F. verticillioides*, *F. equiseti*, *F. avenaceum,* некоторые изоляты *F. subglutinans* и *F. solani* и группа 1 *F. graminearum*.

Для большого числа грибов, встречающихся в природе в конидиальной (гаплоидной) стадии, совершенные стадии неизвестны.

Сумчатые стадии обнаружены только у 37-50% (по разным таксономическим системам) видов рода *Fusarium.*

Конидиальные спороношения у плеоморфных грибов формируются в период вегетации растений. Плодовые тела (перитеции) образуются после отмирания растения или его частей.

**1. В указанном списке гомоталличных и гетероталличных видов приводятся лишь те виды, которые отмечены нами на территории России.*

2. Группа 1 и группа 2 вида F. graminearum не различаются по морфологии конидий (Fransis, Burgess, 1977). Различие между природными популяциями этого вида в том, что группа 2 - гомоталлична, образует перитеции в лабораторных условиях, известна как основной возбудитель фузариоза колоса и зерна, ответственна за накопление в зерне микотоксинов. Группа 1 - гетероталлична, не образует перитеции в лабораторных условиях и приурочена к паразитированию на корневой системе растений. При работе с семенами зерновых культур нами зарегистрирована только гомоталличная

группа 2 вида F. gratinearum. Доминирование этой группы на территории Европы отмечено П.Е.Нельсоном с соавторами (1983), польскими исследователями: М.Малгоржатой с соавторами (1989).

Рассматриваемые как анаморфы сумчатых грибов, представители рода *Fusarium* сохранили и традиционное положение в Царстве Грибов: они входят в формальную группу Mitosporic fungi: syn. *Deuteromycotina*, *Deuteromycetes*, Fungi imperfecti, asexual fungi, conidial fungi (Гарибова, 1999).

В этой группе, более известной, как Fungi imperfecti и *Deuteromycetes*, род *Fusarium* входит в класс *Hyphomycetes*, порядок *Tuberculariales*, семейство *Tuberculariaceae* (Hawksworth et al., 1995).

Морфологические структуры и культуральные признаки, лежащие в основе диагностики видов грибов рода *Fusarium*

При идентификации грибов рода *Fusarium* используются следующие характеристики.

а) Микроскопические признаки (тип и морфология конидий; строение органов конидиального спороношения, наличие или отсутствие хламидоспор);

б) Макроскопические признаки (структура и цвет мицелия и реверса, рост колонии, цвет споровой массы, наличие или отсутствие склероциев и их цвет).

Грибы рода *Fusarium* имеют два типа конидий: микро - и макроконидии, которые весьма разнообразны по способу их образования и морфологии. Кроме того, встречаются конидии промежуточного типа, которые нами описываются с указанием формы, размеров и т.п.

1. Строение органов конидиального спороношения.

Конидии у грибов рода *Fusarium* формируются на специализированных гифах, называемых конидиеносцами или конидиофорами (рис 2). Это простые или разветвленные фертильные гифы, несущие конидиогенные клетки или состоящие из конидиогенных клеток, продуцирующих конидии (Hawksworth et al., 1995). Строение органов конидиального спороношения (главным образом, конидиогенных клеток) является важным морфологическим признаком для разграничения видов, особенно для видов, имеющих в цикле развития два типа конидий.

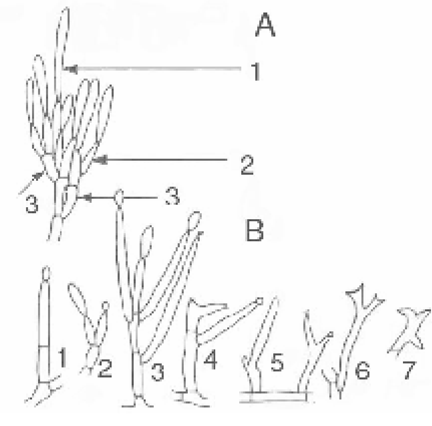


Рис.2. Строение конидиеносцев и конидиогенных клеток у грибов рода *Fusarium*

Конидиеносцы: А – спородохиальный (1 - конидия; 2 - монофиалида; 3. поддерживаюшая клетка); В – первичные конидиеносцы с монофиалидами: 1, 2, 3; с полифиалидами: 4, 5; с бластическими конидиогенными клетками: 6, 7

Простейшая структура конидиеносца состоит из одной конидиогенной клетки, возникающей латерально на гифах воздушного мицелия. Дифференцирован-

ный конидиеносец состоит из неразветвленных или разветвленных поддерживающих клеток, которые завершаются конидиогенными клетками (Nirenberg, 1981).

Конидиеносец может состоять из одной поддерживающей клетки с единственной конидиогенной клеткой или на поддерживающей клетке может появляться несколько конидиогенных клеток; или конидиеносцы неравномерно, древовидно, или вертициллоподобно ветвятся.

Различают (Booth, 1971; Nirenberg, 1981): первичный и вторичный конидиеносцы. Первичный конидиеносец образуется в ранний период развития воздушного мицелия и не является частью спородохия. Вторичный конидиеносец является частью зарождающегося или полностью развитого спородохия.

У видов, продуцирующих два типа конидий, микроконидии образуются на первичных конидиеносцах, макроконидии - на вторичных (у некоторых видов на вторичных конидиеносцах образуются и микроконидии). У видов продуцирующих один тип конидий (макроконидии), первичные конидиеносцы имеют только несколько видов, но на них формируются макроконидии.

У грибов р. *Fusarium* известны 2 типа конидиогенных клеток: фиалидные (фиалиды) и бластические.

Фиалиды - энтеробластические конидиогенные клетки, продуцирующие, часто в большом количестве, конидии в базипетальной последовательности через фиксированный конидиогенный локус (или локусы).

Бластические конидиогенные клетки возникают, в отличие от фиалид, в результате голобластического конидиогенеза.

Бластические конидиогенные клетки - характеризуются формированием на одном локусе только одной конидии (Nirenberg, 1981). Конидия развивается как вздутие конца конидиогенной клетки; зачаток конидии заметно увеличивается и только после этого отделяется от нее перегородкой. Этот процесс напоминает почкование у дрожжей (Cook, 1974; Сидорова, 1976). Массовое развитие таких конидий придает культуре гриба своеобразную "припудренность" и К.Бус (1971) описывал их как “сухие” конидии. Бластические конидиогенные клетки формируются на первичных конидиеносцах и продуцируют (в зависимости от вида) микро - или макроконидии.

Характеристика конидиогенных клеток у грибов рода *Fusarium* приведена в таблице 1.

Таблица 1. Конидиогенные клетки у грибов рода *Fusarium*

Энтеробластические	Голобластические
Фиалиды	Бластические
Два типа: монофиалиды - конидиогенная клетка имеет один локус и полифиалиды - конидиогенная клетка с 2 и более локусами. Иногда отмечается пролиферация фиалид. Фиалиды имеют все виды рода *Fusarium.* Макроконидии образуются преимущественно на монофиалидах; микроконидии (в зависимости от вида) на моно - или полифиалидах.	Два типа: монобластические (имеют один конидиогенный локус) и полибластические (имеют два и более локусов). На бластических конидиогенных клетках формируются микро - и макроконидии, без ножки (иногда с сосочком); 0-3 (иногда 5) септированные, веретеновидные до ланцетовидных, яйцевидной и обратнояйцевидной формы, реже - веретеновидно-серповидные. Бластические конидиогенные клетки

	имеют только несколько видов из секций *Arthrosporiella, Roseum, Sporotrichiella* .

2. Морфология конидий.

а) Морфология макроконидий.

Макроконидии у грибов рода *Fusarium* имеют различное количество ясно (иногда неотчетливо) выраженных поперечных перегородок; с толстыми или тонкими стенками; имеют различный характер и степень изогнутости, реже - прямые; имеют различную форму верхней и нижней клеток.

Из элементов морфологии макроконидий диагностическое значение имеют: характер изогнутости, форма верхней клетки, наличие ножки в основании нижней клетки, количество перегородок, размер конидий (Билай, 1977).

Наиболее распространенной является эллиптическая изогнутость: конидии изогнуты почти равномерно и незначительно на обоих концах. У отдельных видов встречаются другие типы изогнутости: параболическая - конидии изогнуты преимущественно в верхней части; гиперболическая - конидии изогнуты в значительной степени на обоих концах (в виде полумесяца). Для некоторых видов характерна угревидная изогнутость (Билай, 1977). Различают также дорсивентральную* (внешняя, выгнутая, “спинная”) и вентральную (внутренняя “, брюшная”) изогнутости.

Для большинства видов наиболее типична коническая (постепенно и равномерно суженная) форма апикальной (верхней) клетки. Отдельные виды характеризуются иной формой апикальной клетки, которая может быть: слегка суженной тупой, или слегка суженной удлиненной и усеченной, или сильно, резко суженной и удлиненной, или нитевидно удлиненной и иногда загнутой (Билай, 1977).

Виды рода *Fusarium* отличаются от других грибов формой базальной (нижней) клетки макроконидий. Большинство видов этого рода имеет четкую ножку в основании макроконидий, иногда похожую на “пятку” (Booth, 1971). Вместе с тем, у отдельных видов ножка нечетко выражена или имеет вид сосочка, иногда отсутствует (Билай, 1977).

Количество перегородок в макроконидиях в большинстве случаев колеблется от 3 до 5, иногда от 1 до 3 и, реже, от 5 до 7 и более. В ряде случаев установить преобладающее число перегородок не представляется возможным (при равном соотношении конидий с разным числом перегородок); тогда при характеристике вида указывается преобладающая группа, например, 3-5 или 5-7 перегородок (Билай, 1955).

Размер конидий - важный диагностический признак. Вместе с тем, размеры конидий весьма зависят от субстрата, с которого выделен гриб, от состава питательной среды для выращивания гриба, а также его внутривидовой изменчивости (Райлло, 1950). Обычно в определителях приводится размер конидий с учетом амплитуды изменчивости и указанием состава питательной среды.

Макроконидии образуются на простых или различно ветвящихся конидиеносцах; в воздушном мицелии, в спородохиях и пионнотах.

Спородохий - типичная для семейства *Tuberculariaceae* конидиома (Hawksworth et al., 1995). Спородохии представляют собой своеобразные подушечки, состоящие из скопления коротких простых или разветвленных конидиеносцев, в основании которых имеется плотное сплетение гиф мицелия или строма паренхиматического или псевдопаренхиматического строения (Райлло, 1950; Литвинов, 1967).

Пионноты - мелкие, не имеющие стромы, спородохии на поверхности субстрата; часто образуют протяженные слизистые слои (Hawksworth et al., 1995).

**В некоторых определителях внешняя сторона конидии приводится как дорсо- или дорзовентральная, или как дорзальная или дорсальная. Нами название внешней стороны изогнутой конидии приведено согласно В.А.Мельнику (2000).*

В спородохиях и пионнотах макроконидии однородны по форме и размерам в отличие от конидий, формирующихся в воздушном мицелии. Поэтому, для правильной диагностики следует изучать конидии, образующиеся в спородохиях или пионнотах.

Конидии, образуемые в пионнотах и спородохиях, имеют оболочку, покрытую слизью, которая в массе приобретает достаточно характерный для вида (группы видов) цвет (Билай, 1977). Цвет спородохиев или пионнотов является культуральным признаком, учитываемым при диагностике грибов этого рода.

б) Морфология микроконидий.

Микроконидии большей частью одноклеточные или с 1 перегородкой (редко с 2-3 перегородками) и имеют разнообразную форму: овальные; эллипсоидальные; цилиндрические; яйцевидные; веретеновидные; аллантоидные; у некоторых видов микроконидии круглые, реповидные, грушевидные, лимоновидные, булавовидные.

У видов, имеющих в цикле развития 2 типа конидий, микроконидии образуются обильно, у многих видов преобладают над макроконидиями, собраны в ложные головки или цепочки (рис.3), реже одиночные. Микроконидии образуются на простых или слаборазветвленных конидиеносцах в воздушном мицелии (по данным В.Герлаха, Х.Ниренберг (Gerlach, Nirenberg, 1982), у некоторых видов, иногда образуются также в спородохиях и пионнотах).

При массовом образовании микроконидии придают культуре “порошистость” (Билай, 1977; Gerlach, Nirenberg, 1982, Nirenberg, 1998). Микроконидии играют значительную роль в распространении, заселении субстрата, выживании и сохранении вида.

Следует отметить, что при неблагоприятных условиях культивирования многие виды, имеющие один тип спороношения - макроконидии, могут формировать мелкие конидии, которые не следует путать с настоящими микроконидиями при идентификации видов (такие конидии, если и образуются, то рассеянно, скудно, не образуют цепочек или головок).

При диагностике наличие микроконидий может быть использовано только в случае их обильного и относительно постоянного образования (Билай, 1988).

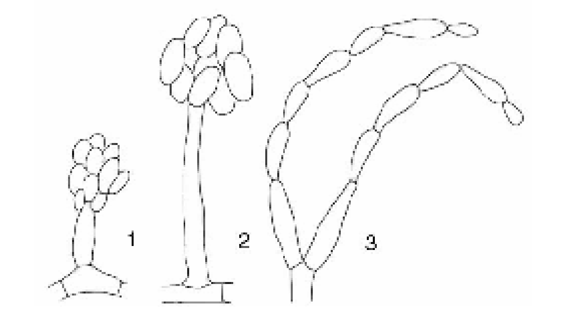


Рис. 3 . Ложные головки и цепочки микроконидий 1 и 2 - ложные головки (1- *F. oxysporum*, 2- *F. solani*). 3 - цепочки (*F. verticillioides*)

в) Конидии, отличающиеся от типичных макро - и микроконидий.

У некоторых видов, имеющих в цикле развития только макроконидиальное спороношение, в воздушном мицелии нередко наблюдается образование небольшого количества более мелких одноклеточных или с 1 (реже с 2) перегородками конидий разнообразной формы, например у видов секции *Gibbosum*. В.И.Билай (1977, 1988), Х.Ниренберг (Nirenberg, 1982) при описании видов такие конидии приводят как мелкие нетипичные макроконидии или просто как конидии или как недоразвитые конидии, образуемые в воздушном мицелии. По-видимому, появление таких конидий можно объяснить тем, что типичные конидиеносцы у видов этой секции довольно сложные и образуются с возрастом. Вначале же развития гриба конидиеносцы простые или слаборазветвленные, на которых и могут формироваться так называемые недоразвитые макроконидии или конидии неопределенной формы. Такие конидии, образуемые у некоторых видов с одним типом спороношения, мы приводим как “недоразвитые конидии, образуемые в воздушном мицелии”.

По-разному называют конидии, образуемые на бластических конидиогенных клетках в воздушном мицелии. Так, В.И.Билай конидии веретеновидной, ланцетовидной формы у вида *F. avenaceum* относит к конидиям переходного типа (1955) или к более мелким макроконидиям (1988), а В.Герлах и Х.Ниренберг (Gerlach & Nirenberg, 1982) описывают их как веретеновидные (*fusoid*) конидии у вида *F. avenaceum* и как микроконидии у вида *F. sporotrichioides*, причем в 1981 году Х.Ниренберг (Nirenberg, 1981) рассматривала такие конидии у обоих видов как микроконидии. К.Бус (Booth, 1977) конидии такого способа образования описывает как первичные макроконидии у видов *F. avenaceum* и *F. semitectum* и как микроконидии у вида *F. sporotrichioides.* И.Паское (Paskoe, 1990) предложил новый термин для конидий, образующихся на бластических конидиогенных клетках, и назвал их мезоконидиями в противоположность макро - и микроконидиям, которые формируются на фиалидах. Этот термин приводится также и в последних изданиях “Словаря грибов” (Hawksworth et al., 1995; Kirk et al., 2001), но Х.Ниренберг (Nirenberg, 1990) выражает сомнение в том, что термин “мезоконидия “ уместен в таксономии рода *Fusarium*, так как считает, что этот термин подразумевает нечто среднее между макро - и микроконидиями, фактически же их размеры включают в себя размеры макро - и микроконидий (от греч. *мезос* - средний, срединный). Например, размеры веретеновидных конидий с 3 перегородками, образуемых на бластических конидиогенных клетках в воздушном мицелии у *F. avenaceum* - 25-30×4.0-4.2 μ, а на фиалидах вторичных конидиеносцев - 45-50×3.2-3.8 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982). Конидии, образуемые на бластических конидиогенных клетках, по ширине сравнимы с конидиями, образуемыми на фиалидах, но уступают им по длине. В тоже время, встречаются конидии, имеющие длину - 44 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 50 μ (Booth, 1977). То есть, по размерам эти конидии вполне соответствуют макроконидиям, отличаясь от типичных для этого вида макроконидий по форме. На наш взгляд, трудно назвать такие конидии мезоконидиями. Мы описываем конидии, образуемые на бластических конидиогенных клетках у видов *F. avenaceum* как “первичные конидии”.

Так же резко отличаются по форме конидии, образуемые на бластических конидиогенных клетках (веретеновидные) у вида *F. sporotrichioides,* от типичных для

вида грушевидных микроконидий и макроконидий у этого вида. Вместе с тем, длина веретеновидных конидий без перегородок и с 1 перегородкой вполне соответствует длине грушевидных микроконидий (ширину грушевидных конидий мы не рассматриваем). Мы придерживаемся традиционного взгляда на конидии такой формы у *F. sporotrichioides* и рассматриваем их как микроконидии.

Микроконидии, как было сказано выше, обычно одноклеточные или с 1 перегородкой, но у некоторых видов, имеющих типичное микроконидиальное спороношение, например, у вида *F. subglutinans*, образуются микроконидии с 2-3 перегородками. Такие конидии впоследствии могут переходить в макроконидии (Gerlach, Nirenberg, 1982). На определенном этапе развития гриба они являются средними между макро - и микроконидиями, т.е. их можно назвать мезоконидиями, но т.к. впоследствии они могут развиваться в макроконидии, то, по-нашему мнению, такие конидии могут являться недоразвитыми макроконидиями или конидиями переходной формы. Чтобы не вводить новые термины при описании этого вида, которые нуждаются в дополнительном подтверждении, мы обозначаем такие конидии, как “микроконидии, переходящие впоследствии в макроконидии”.

3. Видоизменение мицелия и клеток конидий, характерное для грибов рода *Fusarium*.

В мицелии (а иногда, в конидиях) у отдельных видов рода *Fusarium* образуются хламидоспоры. Они отличаются от остальных клеток более толстой, иногда двойной, оболочкой, гладкой или шиповатой, большим диаметром, чем клетки гиф и конидий, в которых они образуются, обычно имеют округлую форму. Они могут быть одиночными, в цепочках или клубочках; расположены терминально или интеркалярно; окрашены в охряные, коричневые цвета или полностью бесцветные (Booth, 1971; Билай, 1977, 1989). Хламидоспоры являются органами вегетативного размножения грибов, служат для перенесения неблагоприятных условий, для выживания в почве. У одних видов они образуются быстро, даже до начала типичного спороношения или одновременно с ним, у других - появляются при старении культуры после типичного спорообразования.

Наличие или отсутствие хламидоспор, способ их образования являются видовыми характеристиками, используемыми в диагностике.

Хламидоспоры не следует смешивать со вздутиями, часто образующимися в мицелии и резко отличающимися от них величиной, отсутствием содержимого внутри и неутолщенными стенками (Райлло, 1950).

У многих видов грибов рода *Fusarium* образуются склероции.

Склероций - плотное сплетение гиф роговидной консистенции. Содержит запасные вещества и мало влаги (Билай, 1989). Обычно имеет округлую, разных размеров, форму, окрашен чаще в синий, желтоватый, коричневый, красный цвета.

Цвет склероциев и их наличие при диагностике грибов рода *Fusarium* относят к культуральным характеристикам, причем, данный признак характеризует лишь отдельные изоляты, а не вид в целом (Райлло, 1950), т.е. не является основной диагностической характеристикой.

4. Культуральные признаки.

В ряду культуральных характеристик, помимо цвета споровых масс, цвета склероциев, учитывают также структуру и развитие воздушного мицелия (пушистый, войлочный, хлопьевидный и т.д., высокий или стелющийся и т.д., обильный,

скудный и т.д.) и его цвет; рост колонии; цвет реверса. Некоторые виды имеют запах, что также отмечают при диагностике.

Следует подчеркнуть, что определение видовой принадлежности того или иного гриба следует проводить только по совокупности всех морфолого-культуральных характеристик, наиболее значимыми из которых являются: тип конидиогенных клеток первичных конидиеносцев (моно - или полифиалиды, моно - или полибластические); тип конидий (микро - или макроконидии); морфология макроконидий (форма, изогнутость, форма верхней и нижней клетки); морфология микроконидий (форма, образование цепочек или головок); наличие или отсутствие хламидоспор.

Таксономические системы грибов рода *Fusarium*

В настоящее время не существует единой таксономической системы, полностью удовлетворительной для идентификации видов рода *Fusarium* (Nelson et al., 1983). Имеются различия в таксономических системах Европы, Америки, Австралии, Японии. Но, несмотря на различия в подходах, каждая из существующих систем отражает попытки достижения баланса, необходимого в таксономии, с тем, чтобы объединить способность к варьированию с практической необходимостью в надежной системе идентификации (Backhouse et al., 1997).

Описание основных таксономических систем приводится нами в соответствии с “Руководством для идентификации грибов рода *Fusarium*“ П.Е.Нельсона с соавторами (Nelson et al., 1983), с некоторыми дополнениями и комментариями.

Отправная точка в таксономии видов рода *Fusarium* - это система Г.В.Волленвебера и О.А.Рейнкинга (Wollenweber, Reinking, 1935, цит. по Nelson et al.,1983), которые в 1935 году опубликовали монографию по таксономии грибов рода *Fusarium*. Фактически все последующие системы основаны на этой публикации. По этой классификации род *Fusarium* представлен 16 секциями, содержащими 65 видов , 55 разновидностей и 22 формы (Nelson et al., 1983).

Для объединения грибов в группы (секции) были использованы следующие отличительные характеристики: присутствие или отсутствие микроконидий; форма микроконидий; присутствие или отсутствие хламидоспор; расположение хламидоспор (интеркалярное или терминальное); форма макроконидий; форма апикальной и базальной клеток макроконидий.

Виды, разновидности и формы были объеденены в секции на основе: цвета стромы; присутствия или отсутствия склероциев; количества перегородок в макроконидиях; длины и ширины макроконидий.

Фундаментальные исследования по грибам рода *Fusarium* продолжаются в лаборатории Г.В.Волленвебера в Берлине и изложены в самостоятельных и совместных работах В.Герлаха (Gerlach, 1977, 1978, 1981 и др., цит. по Nirenberg, 1997) и Х.Ниренберг (Nirenberg, 1976, 1981, 1995, 1997, 1999).

Таксономическая система немецкой школы представлена в “Атласе рода *Fusarium”* (“The Genus *Fusarium* - a pictorial Atlas”, Gerlach, Nirenberg, 1982) и включает 100 видов (вместе с разновидностями) в 16 секциях.

Подходы к определению видов грибов этого рода у В.Герлаха и Х.Ниренберг (Gerlach, Nirenberg, 1982) те же, что и у Г.В.Волленвебера (Nelson et al., 1983), но значительное внимание уделено конидиогенным структурам.

Некоторым видам дано новое видовое название, например, *F. moniliforme* по

системе В.Герлаха и Х.Ниренберг является синонимом вида *F. verticillioides* (Sacc.) Nirenberg с телеоморфой *Gibberella moniliformis*. И описан новый вид *F. fujikuroi* Nirenberg с телеоморфой *G. fujikuroi*, который, как сказано в “ Атласе…”, вызывает удлинение побегов риса - заболевание, известное как "бакане". Встречается в Азии и Австралии на рисе.

Другой гриб, с видовым названием по Г.В.Волленвеберу и О.А.Рейнкингу (Wollenweber, Reinking, 1935, цит. по Booth, 1971) - *F. moniliforme* var. *subglutinans* Wollenw. & Reinking., - в “Атласе …” представлен как *F. sacchari* (Butler) W.Gams var. *subglutinans* (Wollenw. & Reinking) Nirenberg. В 1998 году Х.Ниренберг и К.О’Доннел (Nirenberg, O’Donnell, 1998) приводят описание этого вида с видовым названием *F. subglutinans.* В настоящее время это общепринятое название вида.

Иной подход к построению таксономической системы грибов этого рода представлен в системах, которые П.Е.Нельсон с соавторами (1983) отнесли к “объединяющим”. Это системы В.К.Снайдера и Г.Н.Хансена (W.C.Snyder, H.N.Hansen, 1945) (США), С.М.Мессиан и Р.Кассини (C.M.Messiaen, R.Cassini, 1968) (Франция), Т.Матуо (T.Matuo, 1972) (Япония).

Система В.К.Снайдера и Г.Н.Хансена (Snyder, Hansen, 1945) построена на объединении нескольких секций в один вид и формы, патогенные для некоторых растений, и представлена 9 видами. Так, секции *Arthrosporiella, Discolor, Gibbosum, Roseum* были объеденены в один вид *F. roseum.* Позднее виды, отмеченные на злаках, были обозначены как *F. roseum* f. sp. *cerealis*. Авторы предложили использовать не ботанические названия и ввели термин “ культивар” для тех видов, которые были объединены в их системе в один вид. Например, *F. roseum* “*GRAMINEARUM”*, или *F. roseum* f. sp. *cerealis “GRAMINEARUM”, “CULMORUM”* или “*AVENACEUM*” для патогенных видов (Booth, 1971).

По системе В.К.Снайдера и Г.Н.Хансена *F. oxysporum* имел 25 специализированных форм, патогенных для отдельных видов растений, *F. solani* - 5 форм (Nelson et al., 1983). Кроме того, они объединили все виды секции *Sporotrichiella* в 1 вид - *F. tricinctum*. Но виды этой секции различаются не только по морфологии, но и по продуцированию определенных токсинов.

С.М.Мессиан и Р.Кассини (Messiaen, Cassini, 1968) использовали систему В.К.Снайдера и Г.Н.Хансена в собственной модификации. Они ввели ботанические разновидности вместо культиваров у *F. roseum,* т.е. *F. roseum* var. *culmorum*, *F. roseum* var. *graminearum* и т.д. (Nelson et al., 1983).

Т.Матуо (Matuo, 1972) при построении своей системы также следовал направлению В.К.Снайдера и Г.Н.Хансена. Он объединил *F. lateritium* и *F. roseum* , но эта концепция не нашла поддержки (Nelson et al., 1983).

Как компромисс между двумя направлениями (школами Г.В.Волленвебера и О.А.Рейнкинга и В.К.Снайдера и Г.Н.Хансена), можно рассматривать следующие таксономические системы: В.Л.Гордона (W.L.Gordon, 1952) (Канада); К.Буса (C.Booth, 1971) (Англия); А.З.Иоффе (A.Z.Joffe, 1974) (Израиль); П.Е.Нельсона, Т.А.Тауссана, В.Ф.О.Маразаса (P.E.Nelson, T.A.Toussoun, W.F.O.Marassas, 1983) (США).

В.Л.Гордон (Gordon, 1952) изучал виды, выделенные из семян различных растений и почвы. Его система ближе к системе Г.В.Волленвебера и О.А.Рейнкинга (Nelson et al., 1983). Но некоторые секции рода, в частности *Lateritium, Liseolla, Elegans, Martiella,* модифицированы на основании ревизии этих секций в целом

или частично, как было предложено В.К.Снайдером и Г.Н.Хансеном (Nelson et al., 1983). Род *Fusarium*, по системе В.Л.Гордона, представлен 26 видами.

Система К.Буса (Booth, 1971) - модифицированная система В.Л.Гордона (Nelson et al., 1983). Его основной вклад в таксономию рода - это информация о конидиеносцах и конидиогенных клетках. Он подчеркнул значение полифиалид и монофиалид в разграничении секций и видов. Им было показано различие в строении конидиогенных структур у видов *F. oxysporum, F. solani* и *F. moniliforme;* подчеркивается, что у некоторых видов рода *Fusarium* конидии могут образовываться на бластических конидиогенных клетках. Вместе с тем, отдавая предпочтение одному признаку - строению конидиогенных клеток, он объединил в одну секцию *Arthrosporiella* такие различные по другим диагностическим признакам виды как *F. avenaceum, F. semitectum* и *F. sporotrichioides.* Это свидетельствует о том, что один признак не может быть определяющим в таксономии рода *Fusarium.*

Род *Fusarium*, в системе К.Буса, представлен 12 секциями, 44 видами и 7 разновидностями.

А.З.Иоффе (Joffe, 1974) проанализировал большое количество изолятов, выделенных из почвы, увядших и поврежденных растений, семян. Система А.З.Иоффе - это фактически система Г.В.Волленвебера и О.А.Рейнкинга, с добавлением некоторых названий, предложенных В.Герлахом (Nelson et al., 1983). Таксономическая система А.З.Иоффе включает 13 секций, 33 вида и 16 разновидностей.

П.Е.Нельсон, Т.А.Тауссан и В.Ф.О.Маразас (Nelson et al., 1983) представили род *Fusarium* 30 видами (без разновидностей), относящимися к 12 секциям.

Таксономическая система П.Е.Нельсона с соавторами построена на анализе и синтезе нескольких систем: Г.В.Волленвебера и О.А.Рейнкинга (1935); В.К.Снайдера и Г.Н.Гансена (1939, 1940, 1941, 1945); С.М.Мессиана и Р.Кассини (1968); К.Буса (1971); А.З.Иоффе (1974); В.Герлаха (1981) и на обобщении собственного многолетнего экспериментального материала (Nelson et al., 1983).

Авторы системы постарались сделать ее пригодной именно для практической идентификации.

П.Е.Нельсон, Т.А.Тауссан и В.Ф.О.Маразас (Nelson et al., 1983) высказывают свою точку зрения в отношении вида *F. fujukuroi* Nirenberg и считают его синонимом *F. moniliforme*. Кроме того, по их мнению, давать новые названия хорошо известным видам (например, *F. verticillioides* вместо *F. moniliforme*) неуместно, т.к. это может внести путаницу при анализе литературы. Вместе с тем, в 1998 году на VIII Международном совещании по грибам рода *Fusarium F. moniliforme* переименован в *F. verticillioides* , а в 2003 году 19 ведущих систематиков рода *Fusarium* в открытом письме в Mycologic Receach призывают воздержаться от дальнейшего использования названия *F. moniliforme*, объединяющего несколько анаморфных видов и рекомендуют употребление названия *F. verticillioides* (по информационному сообщению Т.Ю.Гагкаевой и М.М.Левитина, 2005).

П.Е.Нельсон с соавторами включили в секцию *Elegans* только 1 вид - *F. oxysporum*. Секцию *Martiella* (так же как и К.Бус) объединили с секцией *Ventricosum,* включив в нее только 1 вид - *F. solani*.

Вид *F. moniliforme* var. *subglutinans* Wollenw. & Reinking они описали как *F. subglutinans* (Wollenw. & Reinking) Nelson, Toussoun & Marasas comb. nov. В настоящее время это общепринятое название вида, о чем сказано выше.

Авторы системы приводят описание конидиогенных структур как ”разветвленные или неразветвленные монофиалиды или полифиалиды”. Бластические конидиогенные клетки в их системе отсутствуют, что не совсем верно, так как конидии, образуемые на бластических конидиогенных клетках, отличаются по способу образования от фиалидных. Анелляция в конидиогенных клетках тех культур, которые были проверены на сканирующем электронном микроскопе, ими не обнаружена. На этом основании авторы системы считают перевод *F. nivale* в другой род недостаточно обоснованным. Вместе с тем, согласно последним исследованиям (Hawksworth et al., 1995) *F. nivale* переведен в телеоморфный род *Monographella* и рассматривается в настоящее время как *Microdochium nivale,* о чем сказано выше.

В “Руководстве для идентификации грибов рода *Fusarium*” в отдельный список включены 24 вида (в 4 секциях), идентифицированные Г.В.Волленвебером, О.А.Рейнкингом и В.Герлахом (цит. по Nelson et al., 1983). Авторы ”Руководства…” не имели достаточного количества культур для объективного анализа и привели описание этих видов, в основном, по литературным данным. Кроме того, они не включили в свою таксономическую систему некоторые виды, описанные Г.В.Волленвебером и О.А.Рейнкингом (в основном, тропические виды, которыми авторы не располагали), из секций *Macroconia, Eupionnotes, Submicrocera, Pseudomicrocera*, а также некоторые виды, описанные К.Бусом (цит. по Nelson et al., 1983).

В нашей стране таксономические системы грибов рода *Fusarium* разработаны А.И.Райлло (1950) и В.И.Билай (1955, 1977).

А.И.Райлло (1950) принадлежит первая попытка критической оценки диагностических признаков видов рода *Fusarium* по системе Г.В.Волленвебера и О.А.Рейнкинга. В своей системе А.И.Райлло использовала форму верхней и нижней клеток макроконидий как определяющий признак. Изогнутость конидий, длина верхней и нижней клеток, количество перегородок использованы автором при разделении на подвиды и разновидности. Культуральные характеристики, такие как пигментация, присутствие склероциев, учитывались при разделении на формы. Однако, вместо оценки наблюдаемой изменчивости диагностических признаков как ее амплитуды у отдельных видов, эти отклонения были использованы автором для характеристики в пределах рода отдельных таксонов. В результате этого предложенная А.И.Райлло систематика рода включает значительное число трудно разграничиваемых подсекций, подвидов, разновидностей, форм, что в значительной степени сделало эту систему громоздкой и недостаточно четко отображающей отличительные признаки отдельных видов (Билай, 1977).

Система А.И.Райлло включает 55 видов, 10 подвидов, 55 разновидностей и 61 форму в 17 секциях и 12 подсекциях.

В.И.Билай (1955, 1977) признавала важность культуральных вариаций в таксономии фузариев. Она критически проанализировала различные характеристики, используемые в таксономии этого рода, изучая вариабильность моноспоровых изолятов, и показала размах вариаций внутри вида. Причем этот размах вариабельности был больше, чем тот, который включен в диагнозы многих видов (Nelson et al., 1983). Она считала, что укрупнение видов и установление разновидностей в пределах многих видов позволяет более четко охарактеризовать отличительные признаки видов и облегчает их определение (Билай, 1977). Результатом ревизии таксономии рода *Fusarium*, изложенных в монографиях Г.В.Волленвебера

и О.А.Рейнкинга, А.И.Райлло (цит. по Билай, 1977), явилась таксономическая система рода *Fusarium*, согласно которой этот род включает 9 секций, 31 вид, 28 разновидностей, описанных у 16 видов.

Краткая характеристика секций рода *Fusarium*

Описание секций основано на анализе систем В.Герлаха и Х.Ниренберг (Gerlach, Nirenberg, 1982) и П.Е.Нельсона с соавторами (Nelson et al, 1983), с дополнениями и указанием некоторых отличительных особенностей видов, не отмеченных нами, но зарегистрированных другими авторами на зерновых культурах. Выбор данных систем обусловлен тем, что в них наиболее полно охарактеризованы все морфолого-культуральные признаки, лежащие в основе разделения видов на секции. Эти системы различаются по количеству описанных видов и соответственно по количеству секций, но имеют тождественный подход к группировке видов в ту или иную секцию и сходные по многим показателям характеристики самих видов.

Системы других авторов, определители которых были нами использованы при идентификации видового состава грибов на территории России, не соответствуют в полной мере существующему в настоящее время таксономическому положению ряда видов. Например, у К.Буса (1971, 1977), в описании рода *Fusarium*, отсутствует секция *Roseum*, в которую входит *F. avenaceum*, помещенный автором в секцию *Arthrosporella*, обьединяющей этот вид с *F. semitectum* и *F. sporotrichioides* (в частности, на основании образования этими видами бластических конидиогенных клеток). Вместе с тем, проявление видоспецифических морфолого-культуральных признаков позволило авторам других систем (Gerlach, Nirenberg, 1982; Nelson et al., 1983) отнести эти виды к трем секциям: *Arthrosporiella, Roseum, Sporotrichiella*.

Вид *F. dimerum* отнесен К.Бусом (1971, 1977) в секцию *Arachnites*. По системам В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) и П.Е.Нельсона с соавторами (1983) этот вид входит в секцию *Eupionnotes*.

Объединение В.Герлахом и Х.Ниренберг (1982) и П.Е.Нельсоном с соавторами (1983) видов *F. dimerum* и *F. merismoides* в одну секцию (*Eupionnotes*) не согласуется с мнением К.Буса (1971, 1977), относящего *F. merismoides* в секцию *Epishaeria* sect. nov.

В определителях В.И.Билай (1955, 1977) отсутствуют следующие секции:

1) секция *Arthrosporella.* Представитель этой секции *F. semitectum* отнесен автором в секцию *Roseum;*

2) секция *Liseola.* Виды *F. moniliforme* и его разновидность *F. moniliforme var. subglutinans* (по системе автора) объединены с видом *F. oxysporum* и (по системе автора) его разновидностью *F. oxysporum* var. *redolens* в секцию *Elegans*;

3) секция *Gibbosum*. Входящие в эту секцию у других авторов (Booth, 1971, 1977; Gerlach, Nirenberg, 1982; Nelson et al., 1983) виды *F. equiseti* и *F. acuminatum*, имеют у автора следующие видовые названия: *F. gibbosum* и *F. gibbosum* var. *acuminatum* и включены в секцию *Discolor*.

Кроме того, *F. sporotrichioides*, *F. poae* и *F. tricinctum* (секция *Sporotrichiella*) не рассматриваются как отдельные виды, а указываются как разновидности вида *F. sporotrichiella* Bilai.

Вид *F. merismoides* объединен автором с видом *F. solani* в секцию *Martiella*, а *F. dimerum* рассматривается автором, как вариант вида *F. aquaeductuum*.

Предложенная А.И.Райлло (1950) систематика рода, как было сказано выше, включает значительное число подсекций, подвидов, разновидностей и как таксономическая система является труднодоступной.

Как показал анализ литературы, номенклатура некоторых видов в системах В.Герлаха и Х.Ниренберг (Gerlach, Nirenberg, 1982) и П.Е.Нельсона с соавторами (Nelson et al, 1983) несколько различается.

Например, авторы вида *F. acuminatum* в системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (Gerlach, Nirenberg, 1982) - Ellis & Kellerman, а в системе П.Е.Нельсона с соавторами (Nelson et al, 1983) - Ellis & Everhart. Кроме того, в системе П.Е.Нельсона с соавторами (Nelson et al, 1983) не указан год описания вида, но приведенная в их определителе номенклатура видов соответствует номенклатуре в системе К.Буса (Booth, 1971), последняя и была взята нами за основу при описании видов, зарегистрированных на территории России. Исключение составили виды секции *Liseola,* отмеченные в нашей стране, номенклатура которых приведена согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (Gerlach, Nirenberg, 1982) и П.Е.Нельсону с соавторами (Nelson et al, 1983).

Кроме того, в системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) многие виды приводятся как разновидности, имеющие одинаковое название с основным видом. Например, *F. culmorum* (W.G.Smith) Sacc. var. *culmorum.* Чтобы не перегружать текст латынью, для таких разновидностей (т.е. относящихся к основному виду) мы приводим только основное название вида. В данном примере - *F. culmorum* (W.G.Smith) Sacc.

Номенклатура секций приведена согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982).

Сокращения фамилий авторов, описавших вид, приведены согласно П.М.Кирку и А.Е.Анселлу (Kirk, AnseII, 1992).

Секция *Arachnites* Wollenweber, 1917 .

Включает виды, характеризующиеся медленным ростом на агаровых средах, формированием конидий только одного типа - макроконидий. Они очень унифицированы по размеру и форме, слабо или сильно серповидно изогнутые, с 1 -3 перегородками, обычно не имеют отчетливой ножки. Хламидоспоры отсутствуют.

Типичным представителем секции является *F. larvarum* Fuckel (телеоморфа: *Nectria aurantiicola* Berk. & Br.) - паразит на насекомых, на плодовых растениях в субтропиках и тропиках, часто совместно с другими энтомопатогенными грибами. В ”Атласе …” В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) приводится описание разновидности этого вида и описание видов *F. kuehnii* (Fuckel) Sacc. и *F. stoveri* C.Booth (телеоморфа: *Micronectriella stoveri* C.Booth), таксономическое положение которых, как считают авторы, нуждается в подтверждении.

В эту секцию по системам всех цитируемых выше авторов входил также *F. nivale* (*Microdochium nivale)*, причем по системе П.Е.Нельсона с соавторами (1983) эта секция представлена только одним этим видом.

Секция *Arthrosporiella* Sherbakoff, 1915.

Включает виды, для которых характерно образование в воздушном мицелии веретеновидных, ланцетовидных, веретеновидно-серповидных конидий с конической (у некоторых видов с резко суженной и короткой) апикальной клеткой, без

ножки или с сосочком в основании; с 3-5 перегородками (иногда с 6-7), также образуются обратнояйцевидные, овальные, удлиненно-эллипсоидальные конидии. У двух видов на вторичных конидиеносцах формируются конидии в типе характерные для *F. avenaceum.*

Конидиогенные клетки - моно - и полифиалиды и бластические. Хламидоспоры чаще интеркалярные, не обильные, одиночные, в парах или в коротких цепочках; и в конидиях, или отсутствуют. Склероции охряные до коричневых, или отсутствуют.

Типичный представитель секции - *F. semitectum* Berk. & Rav. in Berk.. Этот вид был зарегистрирован нами на семенах зерновых культур в отдельных регионах России. В “Атласе …” В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982), помимо *F. semitectum* и его разновидности *F. semitectum* Berk. & Rav. in Berk. var. *majus* Wollenw. приводится описание еще 4 видов: *F. camptoceras* Wollenw. & Reinking - считается не очень распространенным видом, который отмечен в тропиках и субтропиках, напоминает *F. semitectum*, но имеет более изогнутые конидии, внезапно суженную и короткую апикальную клетку. В системе В.И.Билай (1955, 1977) он представлен как синоним вида *F. culmorum*;

F. concolor Reinking - обильно формирует микроконидии на полибластических клетках; макроконидии прямые или слабо изогнутые, с тупой или усеченной апикальной клеткой; выделен в 1927 году из основания больного растения ячменя в Уругвае, отмечен в почве;

F. anguioides Sherb. - на вторичных конидиеносцах образуются конидии, напоминающие *F. avenaceum.* А.И.Райлло (1950) отмечала этот вид на семенах пшеницы в Московской области. В.И.Билай (1977) рассматривала его как разновидность *F. avenaceum,* а К.Бус (Booth, 1971) - как синоним *F. avenaceum;*

F. diversisporum Sherb. - на вторичных конидиеносцах также образуются конидии, напоминающие *F. avenaceum,* с 3-5 перегородками; В.И.Билай (1955, 1977) рассматривала этот вид и *F. concolor* как синонимы разновидности вида *F. semitectum*. Как сказано в “Атласе…” (1982), вид нуждается в дальнейшем изучении.

П.Е.Нельсон с соавторами (1983) объединили *F. semitectum* и его разновидность, описанную у Г.В.Волленвебера, в один вид - *F. semitectum*. В эту секцию они включили 2 вида: *F. semitectum* и *F. camptoceras*.

Секция *Discolor* Wollenweber, 1913.

Виды секции характеризуются хорошо развитым воздушным мицелием, отсутствием микроконидий. Конидиогенные клетки - всегда монофиалиды.

Макроконидии - веретеновидно-серповидные, дорсивентральные (слабо или сильно), с короткой, внезапно суженной апикальной клеткой, в виде сосочка, или только сжатой; или слабо изогнутые с удлиненной, постепенно и равномерно суженной (конической) апикальной клеткой; обычно с хорошо выраженной ножкой. Типично с 3-5 (6) хорошо заметными перегородками.

Хламидоспоры чаще интеркалярные, иногда терминальные, одиночные, в клубочках или цепочках, иногда в конидиях.

Эта секция* по системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) отличается наибольшей представленностью видов. В нее входят экономически важные возбудители болезней сельскохозяйственных культур, отмеченные нами на территории России: *F. graminearum* Schwabe, *F. culmorum* (W.G.Sm.) Sacc., *F. sambucinum* Fuckel, *F. heterosporum* Nees ex Fr.

По системе П.Е.Нельсона с соавторами (1983) в секцию входят 6 видов. Помимо четырех видов, указанных выше, в их определителе приводится описание еще двух видов:

F. crookwellens Burgess, P.E.Nelson & Toussoun (выделен с различных субстратов в Австралии, Африке, Франции, Колумбии, Китае; отмечен на зерновых культурах. Макроскопические характеристики вида схожи с *F. culmorum*, а форма макроконидий, особенно апикальной клетки, - с *F. graminearum*, но конидии короче, чем у этого вида и имеют отчетливую дорсивентральную изогнутость; и *F. reticulatum* Montagne, который отмечен в почве и на некоторых других субстратах.

В “Атласе …” В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982), помимо указанных выше 6 видов (за исключением *F. crookwellens*) и их разновидностей, приводятся описания следующих видов:

F. sulphureum Schlecht. (в настоящее время Х.Ниренберг (Nirenberg, 1995) этот вид, а также *F. trichothecioides* Wollenw. in Jamieson & Wollenw., *F. sambucinum* Fuckel f. 2 Wollenw., *F. sambucinum* Fuckel f. 6 Wollenw., *F. sambucinum* Fuckel var. *minus* Wollenw. рассматривает как синонимы вида *F. sambucinum* Fuckel**);

F. buharicum Jacz. (имеет почти цилиндрические макроконидии, короткую, от остросуженной до клювовидной, апикальную клетку. Распространен на хлопчатнике. В.И.Билай (1977) отмечала этот вид на зерне хлебных злаков);

F. sublunatum Reinking (и его разновидности), отмечен в ризосфере цитрусовых, какао в Центральной Америке. А.И.Райлло (1950) и В.И.Билай (1977) отмечали этот вид на пшенице в Краснодарском крае. Для вида характерен медленный рост на агаровых средах. Спородохиальные макроконидии - веретеновидно-серповидные, дорсивентральные, с удлиненной, отчетливо сжатой, крючковатой апикальной клеткой;

F. robustum Gerlach (выделен в Аргентине); *F. flocciferum* Corda (отмечен на фруктах и в почве); *F. lunulosporum* Gerlach (выделен в Южной Африке из грейпфрута); *F. tumidum* Sherb. (и его разновидности), выделен из люпина в Новой Зеландии, вызывает некроз и рак деревьев какао, трахеомикоз, встречается в Африке и Азии; *F. bactridioides* Wollenw. (обнаружен в Аризоне);

F. macroceras Wollenw. & Reinking (приводится только описание со ссылками на других авторов). *F. macroceras* отмечен В.И.Билай (1955, 1977) на зерне хлебных злаков, но отнесен к редко встречающимся. Имеет большие размеры конидий и от 5-7 до 13-14 перегородок).

5 видов из этой секции, по системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) имеют телеоморфы, относящиеся к роду *Gibberella*, а по системе П.Е.Нельсона с соавторами (1983) - 4 вида.

Секция *Elegans* Wollenweber, 1913.

Для видов секции характерно обильное формирование типичных микроконидий. Конидиогенные клетки - монофиалиды. Микроконидии - одноклеточные (реже с 1 перегородкой), овальные, эллипсоидальные, цилиндрические; собраны в ложные головки. Макроконидии тонкостенные, с 3-5 перегородками, веретеновидно-серповидные, слабо изогнутые, иногда почти цилиндрические, постепенно сужающиеся к обоим кончикам. Имеют почти заостренную, иногда крючковатую или только сжатую апикальную клетку, с ножкой или сосочком в основании.

**Название секции в “Атласе… “ В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) - Fusarium (секция Discolor*

Wollenw., 1913).

*** Х.Ниренберг (1995) другие разновидности и формы F. sambucinum рассматривает как синонимы к видам **F. torulosum** (Berk. & Curt.) Nirenberg (синонимы: F. sambucinum Fuckel f. 1 Wollenw., F. sambucinum Fuckel f. 5 Wollenw., F. sambucinum Fuckel var. coeruleum Wollenw.) и **F. venenatum** sp. nov. (синонимы: F. sambucinum Fuckel var. coeruleum Wollenw. sensu Booth, 1971; F. sambucinum Fuckel var. coeruleum Wollenw. sensu Gerlach & Nirenberg, 1982).*

Хламидоспоры обильные, одиночные или в парах, интеркалярные и терминальные, иногда образуются в старых конидиях. Часто имеются склероции: синие, коричневые или более светлые.

По системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) в секцию входят *F. oxysporum* Schlcht., *F. redolens* Wollenw. (типичный представитель почвенной инфекции и гнилей корней, имеет слабо изогнутые и более широкие в верхней трети конидии) и его 3 разновидности, а также *F. udum* Butler (встречается в почве и отмечен на горохе). По системе П.Е.Нельсона с соавторами (1983) в секцию входит 1 вид - *F. oxysporum* (*F. udum*, находящийся в отдельном списке видов, нуждающихся в подтверждении их принадлежности к той или иной секции, авторы помещают либо в секцию *Liseola*, либо в секцию *Elegans*).

Типичным видом, распространенным на территории России на зерновых культурах, является *F. oxysporum*, который способен вызывать трахеомикозное увядание многих видов растений, в том числе и зерновых.

Секция *Eupionnotes* Wollenweber, 1913.

Виды секции характеризуются медленным ростом культуры на агаровых средах, дрожжеподобным слизистым слоем пионнотных масс, быстрым и обильным образованием конидий. Конидиогенные клетки, в основном, монофиалиды (по К.Бусу, 1971 , у некоторых видов имеются и полифиалиды).

У большинства видов секции формируются только макроконидии. Макроконидии - цилиндрические до веретеновидных со слегка суженной, закругленной верхней клеткой или эллиптически и гиперболически изогнутые, с постепенно суженной верхней клеткой (длинной или более короткой), с ножкой или без нее, типично с 1-3 перегородками.

Хламидоспоры у одних видов образуются: интреркалярные или терминальные, одиночные, в парах, в цепочках или в конидиях, у других видов образуются редко или отсутствуют.

По системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) секция содержит большое количество видов и разновидностей (*F. aquaeductium* (Radlk. & Rabenh.) Lagerh. и его разновидность; *F. cavispermum* Corda, *F. melanochlorum* (Casp.) Sacc.; *F. merismoides* Corda и его 4 разновидности; *F. dimerum* Penz. in Sacc. и его 3 разновидности; *F. flavum* (Fr.) Wollenw.; *F. tabacinum* (Beyma) W.Gams in Gams & Gerlagh; *F. epistroma* (Hohn.) C.Booth). Они имеют широкое географическое распространение и отличаются политрофностью: отмечены на отмерших ветвях, стволах деревьев и кустарников, на грибах, в водопроводных трубах и водохранилищах, на декоративных, овощных, садовых культурах, на хлопчатнике, травах, в почве.

По системе П.Е.Нельсона с соавторами (1983) в секцию входят 3 вида: *F. aquaeductium*, *F. merismoides* и *F. dimerum*.

Некоторые виды из этой секции (*F. aquaeductium, F. melanochlorum, F. epistroma*) имеют телеоморфы, относящиеся к роду *Nectria.* На зерновых культурах зарегистрированы *F. merismoides* и *F. dimerum* (Райлло, 1950; Билай, 1977; Nirenberg, 1981). Эти два вида выделялись нами из прикорневой части растений и, реже, из семян.

Секция *Gibbosum* Wollenweber, 1913.

Виды секции характеризуются развитым воздушным мицелием. Формируются только макроконидии. В воздушном мицелии нередко наблюдается образование небольшого количества более мелких 0-1 (иногда 2) септированных конидий, разнообразных по форме и размерам (овальные, булавовидные, в форме запятой).

Конидиогенные клетки - монофиалиды (у одного из видов секции - *F. scirpi* Lambotte & Fautr., указано наличие полифиалид (Nelson et al., 1983)).

Спородохиальные макроконидии - изогнутые, дорсивентральные, параболические или гиперболические, иногда эллиптически изогнутые; вытянутые к обоим кончикам, обычно с удлиненной апикальной клеткой, или с короткой, внезапно суженной; с хорошо выраженной ножкой; обычно с 3-5 перегородками (реже с 7 перегородками).

Хламидоспоры преобладают интеркалярные, реже терминальные, одиночные, в парах, в цепочках или клубочках, толстостенные, охряные, в массе коричневые; и в конидиях.

Из 9 видов (включая разновидности), приведенных в “Атласе …” (Gerlach, Nirenberg, 1982), рассматриваются подробно только 4 вида: *F. equiseti* (Corda) Sacc., *F. acuminatum* Ellis & Everh. and Wollenw., *F. longipes* Wollenw. & Reinking (имеет очень удлиненную, хлыстообразную апикальную клетку, в основном с 5-7 перегородками, обычен для влажных тропических зон, но также отмечен в субтропиках), *F. compactum* (Wollenw.) Gordon (выделен с люцерны в Новой Зеландии, ранее отмечен на хлопке и на стеблях пшеницы; по системе П.Е.Нельсона с соавторами этот вид отнесен к *F. equiseti*). Остальные виды либо упоминаются со ссылками на авторов, либо приводится только их описание. В “Руководстве…” П.Е.Нельсона с соавторами (1983) в эту секцию включены 4 вида грибов: *F. equiseti, F. acuminatum, F. longipes* и *F. scirpi* (характерен для теплых, полузасушливых зон). В “Атласе …” (Gerlach, Nirenberg, 1982) вид *F. scirpi* указан, но только со ссылками на авторов. Как показали наши исследования и анализ литературы, к зерновым культурам на территории России приурочены *F. equiseti* и *F. acuminatum*. Эти 2 вида имеют телеоморфы, которые относятся к роду *Gibberella*.

Секция *Lateritium* Wolenweber, 1917.

Включает виды как очень медленно растущие, так и относительно быстро растущие на агаровых средах. У большинства видов споруляция наступает быстро; через несколько дней формируется большое количество спородохиев, со временем сливающихся и покрывающих поверхность среды. Конидиогенные клетки - монофиалиды, часто - пролиферирующие, иногда полифиалиды.

Формируются только макроконидии (в воздушном мицелии возможно присутствие мелких 0-1-3 септированных конидий, у отдельных видов - обильное). Макроконидии имеют согнутую, часто крючковатую, слегка усеченную апикальную клетку, отчетливую ножку, почти прямые в центральной части у одних видов или изогнутые (слабо или сильно) у других. В основном, с 3 перегородками или с 4-5 (и, реже, с 6-7, иногда до 16) перегородками. Хламидоспоры у одних видов только интеркалярные, одиночные или в парах, не обильные, часто отсутствуют, у других - интеркалярные, терминальные, иногда образуются на коротких латеральных веточках и в конидиях. Склероции розовые, желто-коричневые, сероваато (синевато) - зеленые, темносиние (почти черные), образуются у большинства

видов.

В “Атласе …” В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) в секцию входят: *F. lateritium* Nees ex Link (и его 5 разновидностей), *F. stilboides* Wollew. (и его разновидность), *F. inflexum* R.Schneid. in Schneid. & Dalchow, *F. xylarioides* Steyaert, *F. sarcochroum* (Desm.) Sacc.

П.Е.Нельсон с соавторами (1983) описали только один вид секции - *F. lateritium* (без разновидностей), телеоморфа: *Gibberella baccata* (Wallr.) Sacc.

Виды секции *Lateritium* известны как возбудители болезней плодовых деревьев, культурных и декоративных растений. Вызывают рак, болезни коры, трахеомикозное усыхание деревьев (например, кофе). А.И.Райлло (1950), В.И.Билай (1955, 1977) отмечали *F. lateritium* на зерновых культурах. Мы встречали этот вид только на засохших веточках яблони и сливы.

По системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) 6 видов секции (включая разновидности) имеют телеоморфы, относящиеся к роду *Gibberella*.

Секция *Liseola* Wollenweber, Sherbakoff, Reinking, Johann et Bailey, 1925.

Для видов секции характерен быстрый рост колоний на агаровых средах, развитый воздушный мицелий, обильное и быстрое образование микроконидий, отсутствие хламидоспор. Конидиогенные клетки - моно - и полифиалиды.

Микроконидии одноклеточные (реже с 1-2 перегородками), булавовидные, овальные, эллипсоидальные, веретеновидные, аллантоидные, реже более или менее грушевидные или почти круглые; сгруппированы в цепочки или ложные головки.

Макроконидии - обычно с 3-5 перегородками, с тонкой оболочкой, почти прямые или эллиптически изогнутые, слегка дорсивентральные, суженные к обоим концам конидии, иногда слегка крючковато - согнутые, с более или менее выраженной ножкой. Апикальная клетка удлиненная, сжатая, часто согнутая, почти крючковатая; образуются в воздушном мицелии, спородохиях и пионнотах. Часто образуются темносиние, черные склероции.

По разным системам секция представлена различным количеством видов. В.Герлах и Х.Ниренберг (1982) включили в эту секцию следующие виды (и их разновидности): *F. verticillioides* (Sacc.) Nirenberg (синоним вида *F. moniliforme* Sheld.); *F. fujikuroi* Nirenberg; *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg (и его разновидность); *F. annulatum* Bugnic.; *F. sacchari* (Butler) W.Gams (и его 2 разновидности, одна из которых - *F. sacchari* var. *subglutinans* (Wollenw. & Reinking) Nirenberg); *F. succisae* (J.Schrot.) Sacc.; *F. anthophilum* (A.Braun) Wollenw.; *F. lactis* Pirotta & Riboni; *F. neoceras* Wollenw. & Reinking.

По системе П.Е.Нельсона с соавторами (1983) в секцию входят 4 вида: *F. moniliforme* Sheld., *F. proliferatum* (Matsush.) Nirenberg, *F. subglutinans* (Wollenw. & Reinking) P.E.Nelson, Toussoun & Marasas, *F. anthophilum* (A.Braun) Wollenw.

В настоящее время секция постоянно пополняется новыми видами. Американскими учеными предложено называть секцию *Liseola* - комплексом видов *G. fujikuroi* (*G. fujikuroi* complex) после открытия биологических видов внутри этой секции (Leslie, 1995). Виды секции *Liseola* известны, как возбудители многих экономически важных болезней растений, включая хорошо известную "баканэ", болезнь риса, вызываемую фитогормоном гибберелином. Кроме того, виды этой секции продуцируют многие вторичные метаболиты, такие как фумонизины, монилиформин (Nelson et al., 1991; Nirenberg, Aoki, 1997). На территории России на зерновых культурах нами были зарегистрированы 3 вида из этой секции: *F.*

verticillioides (син. *F. moniliforme*), *F. proliferatum*, *F. subglutinans*.

На зерновых культурах (пшенице) отмечен также *F. anthophilum* (Nirenberg, 1981). Для этого вида характерно образование двух типов микроконидий: грушевидных, круглых, булавовидных и почти цилиндрических. Микроконидии собраны только в ложные головки (цепочки не образуются). Макроконидии почти прямые. Вид характеризуют полифиалиды и пролиферирующие конидиогенные клетки первичных конидиеносцев.

Три вида в секции по системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) и два вида по системе П.Е.Нельсона с соавторами (1983) имеют телеоморфы, относящиеся к роду *Gibberella*.

Секция *Macroconia* Wollenweber, 1926.

Виды секции характеризуются очень слабым ростом колоний на агаровых средах. Воздушный мицелий от редкого до сравнительно обильного. Споруляция начинается через несколько дней в воздушном мицелии, затем массы конидий аггрегируются в спородохии, часто сливающиеся.

Конидиогенные клетки - монофиалиды. Хламидоспоры отсутствуют или образуются редко, интеркалярные или терминальные, одиночные или в цепочках в гифах мицелия, или в конидиях.

Формируются только макроконидии (на ранних стадиях могут формироваться 0-1 септированные конидии). Макроконидии с 5 и более перегородками (у некоторых видов перегородки очень нечеткие), изогнутые или почти цилиндрические, с нечетко выраженной ножкой или без нее, у вершины нередко в той или иной степени клювовидно изогнутые. В эту секцию входят виды, отличающиеся очень большим размером конидий. Например, *F. gigas* Speg.*, *F. sphaeriae* Fuckel, *F. coccophilum* (Desm.) Wollenw. Виды этой секции отмечены на сухих веточках деревьев, на сухих стеблях крапивы, на капусте и других растениях, как паразиты на червецах в тропических и субтропических зонах. В секцию, по системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982), входят 5 видов, четыре из которых имеют телеоморфы, относящиеся к роду *Nectria*. В “Руководстве…” П.Е.Нельсона с соавторами (1983) в основном списке видов эта секция отсутствует.

Секция *Martiella* Wollenweber, 1913.

Включает виды, для которых характерно быстрое и обильное образование типичных микроконидий, собранных в ложные головки. Исключением является вид *F. coeruleum* (Libert) ex Sacc. (по системе В.Герлаха и Х.Ниренберг, 1982), у которого формируются 0-1 септированные конидии, но которые не являются типичными микроконидиями.

Конидиогенные клетки у видов секции - монофиалиды, часто с воротничком.

Микроконидии одноклеточные или с одной перегородкой, продолговато-эллипсоидальные или овальные. Макроконидии типично с 3-5 перегородками. Образуются, в основном, рано и обильно, в воздушном мицелии и в кремовых до желтовато-коричневых, серовато - или синевато- зеленых, серовато-фиолетовых спородохиях и пионнотах, обычно обильных. Конидии - веретеновидно-серповидные, с одинаковым диаметром на протяжении большей части длины, слабо согнутые к обоим концам или прямые (иногда почти цилиндрические). Апикальная клетка конусовидно притупленная, слегка вытянутая и, иногда, крючковатая, или слегка закругленная и короткая. Конидии - толстостенные, с ножкой в ос-

новании или без нее.

F. gigas, входящий в секцию Discolor по системе В.И.Билай (1955, 1977), отмечен автором на зерне ржи, но отнесен к редко встречающимся видам.

Хламидоспоры обычно обильные, терминальные, интеркалярные, одиночные, в парах, в коротких цепочках или клубочках, в конидиях.

В эту секцию по системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) входят 6 видов: *F. solani* (Mart.) Sacc., *F. javanicum* Koord. (распространен в теплых регионах и в теплицах, может вызывать корневую гниль тыквенных), *F. coeruleum* (Libert) ex Sacc. (не образует типичных микроконидий, вызывает гниль картофеля при хранении), *F. eumartii* C.W.Carp. (имеет большие размеры конидий, 5-7 (до 12) перегородок, вызывает болезни картофеля в Америке), *F. illudens* C.Booth (по морфолого-культуральным признакам и по распространению схож с *F. eumartii,* но имеет , по К.Бусу (1971), большие размеры аскоспор), *F. caucasicum* Letov, вызывает болезни хлопчатника, но его таксономическое положение нуждается в подтверждении.

По системе П.Е.Нельсона с соавторами (1983) эта секция объединена с секцией *Ventricosum* и включает только 1 вид - *F. solani.*

В настоящее время секция *Martiella* в публикациях рассматривается как *Martiella* complex или *Nectria haematococca* complex (O'Donnell, 1996).

Три вида из секции, по системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982), имеют телеоморфы, относящиеся к роду *Nectria*. Для одного вида указана телеоморфа, возможно, относящаяся к роду *Hypomyces*.

На территории России на зерновых культурах, как показал анализ литературы (Райлло, 1950; Билай, 1955, 1977) и наши исследования, отмечен один вид из этой секции - *F. solani*.

Секция *Pseudomicrocera* (Petch) Wollenweber, 1926.

Включает два вида: *F. coccidicola* P.Henn. (телеоморфа: *Calonectria diploa* (Berk. & Curt.) Wollenw.) и *F. orthoconium* Wollenw. Для видов секции характерен очень медленный рост колоний на агаровых средах и быстрое образование макроконидий в спородохиях и пионнотах. Макроконидии с 3 -5 перегородками, большие (с 5 перегородками до 98 μ в длину), цилиндрически-веретеновидные или изогнутые, до почти серповидных, без ножки. Конидиогенные клетки - монофиалиды. Хламидоспоры отсутствуют. Виды этой секции отмечены в тропиках и субтропиках на цитрусовых, но не в Европе. В "Руководстве…" П.Е.Нельсона с соавторами (1983) в основном списке видов секция отсутствует.

Секция *Roseum* Wollenweber, 1913.

Виды секции характеризуются развитым воздушным мицелием, отсутствием хламидоспор, образованием у некоторых видов секции бластических конидиогенных клеток и типичной для секции формой макроконидий.

Макроконидии тонкие, эллиптически и, реже, гиперболически изогнутые, или почти прямые, с тонкими стенками, вытянутые и суженные к обоим кончикам, с ножкой в основании конидий. Апикальная клетка у одних видов секции вытянута очень сильно, у других - в меньшей степени.

Макроконидии, у одних видов - типично с 5 (иногда, с 7) перегородками (*F. avenaceum* (Corda ex Fr.) Sacc.); у других - преимущественно с 3 перегородками (*F. graminum* Corda); или количество перегородок колеблется от 3 до 5 (*F. arthrosporioides* Sherb.). У одного вида секции (*F. detonianum* Sacc.) количество перегородок колеблется от 5 до 7 (встречаются также конидии с 3-4 перегородками, или с 8-11 перегородками; конидии у этого вида очень длинные). У одного вида (*F. arthrosporioides)* на вторичных конидиеносцах образуются также конидии грушевидной формы с 0-2 перегородками.

Макроконидии образуются в воздушном мицелии, в спородохиях и пионнотах (телесного, лососевого, оранжевого, кораллово-красного, светлокирпичного цвета).

Конидиогенные клетки у одних видов только монофиалиды, у других - монофиалиды и бластические, иногда симподиально пролиферирующие; у некоторых видов иногда с 2-3 конидиогенными локусами.

Веретеновидные конидии, образуемые в воздушном мицелии на бластических клетках у двух видов секции (*F. avenaceum, F. arthrosporioides*), довольно широкие, с 0-3 перегородками (иногда с 5).

В эту секцию по системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) входят 4 вида: *F. avenaceum* (и ссылки на авторов, описавших 4 разновидности этого вида), *F. graminum, F. arthrosporioides* и *F. detonianum* (который, по мнению К.Буса (1971) и В.И.Билай (1955, 1977), идентичен *F. avenaceum*). В системе П.Е.Нельсона с соавторами (1983) эта секция представлена 2 видами: *F. avenaceum* и *F. graminum* (отмечен на соцветиях зерновых, пораженных спорыньей во влажных регионах). А.И.Райлло (1950) рассматривала этот вид как разновидность *F. avenaceum* (*F. avenaceum* (Fr.) Sacc. var. *graminum* Corda). У В.И.Билай (1955, 1977) он является синонимом разновидности *F. avenaceum* (Fr.) Corda var. *herbarum* (Corda) Sacc. К.Бус (1971) рассматривал его, как синоним вида *F. heterosporum* Nees ex Fr.

Вид *F. arthrosporioides* часто упоминается в литературе. Он вызывает сухую гниль картофеля и моркови и является также патогеном проростков хвойных деревьев и клевера (Booth, 1977). В исследованиях канадских ученых (Neish et al., 1982) этот вид входит в список видов, отмеченных на зерновых культурах в Канаде. Широко распространен на зерновых культурах в Финляндии (Ylimaki, 1981; Yli - Mattila et al., 2002). В связи с тем, что этот вид довольно часто встречается на зерновых культурах, мы приводим более подробно его морфолого-культуральные признаки (по В.Герлаху и Х.Ниренберг, 1982):

F. arthrosporioides. Воздушный мицелий хорошо развит, пушистый или хлопьевидный, беловатый, бело-розовый. Реверс - кремовый, розовый, розовый с кармином или пурпуровый с желтоватым или охряным оттенком, становящийся красно-коричневым или коричневым с возрастом. Склероции - бежевые, синевато-черные или черные, маленькие. Споруляция начинается на 5 день, конидии одиночные или собраны в ложные головки. Спородохии мелкие, светлокирпичные, образуются редко, с возрастом культуры, приблизительно через 4 недели. Конидиеносцы двух типов - первичные, на которых образуются яйцевидные и веретеновидные конидии с 0-3 перегородками (иногда с 5) и вторичные, на которых образуются конидии грушевидной формы с 0-2 перегородками и макроконидии, слабо изогнутые, тонкие, шире в верхней трети, с согнутой апикальной клеткой и ножкой в основании конидии, с 3-5 перегородками.

Конидиогенные клетки первичных конидиеносцев - бластические и фиалиды, часто симподиально пролиферирующие, иногда с 2-3 конидиогенными локусами; конидиогенные клетки вторичных конидиеносцев - фиалиды.

В секции *Roseum* телеоморфа известна только у одного вида (*F. avenaceum*) и относится к роду *Gibberella*.

На территории России, как показали наши исследования и анализ литературы (Райлло, 1950; Билай, 1955, 1977), на зерновых культурах широко распространен один вид этой секции - *F. avenaceum.*

Секция *Spicarioides* Wollenweber, Sherbakoff, Reinking, Johann, Bailey, 1925.

Включает один вид - *F. decemcellulare* Brick (телеоморфа: *Calonectria rigidiuscula* (Berk. & Br.) Sacc.)*. Характеризуется быстрорастущими колониями, обильным воздушным мицелием. Споруляция начинается быстро и представлена микро - и макроконидиями. Микроконидии одноклеточные или с 1 перегородкой, цилиндрические до овальных, собраны в цепочки и ложные головки. Макроконидии - большие (от 64 до 97 μ в длину), с 5-9 перегородками, цилиндрические, или слегка изогнутые, с клювовидной апикальной клеткой и отчетливой ножкой, толстостенные. Формируются в кремовых спородохиях, часто сливающихся. Конидиогенные клетки - монофиалиды. Хламидоспоры отсутствуют. Распространен в тропиках и субтропиках, на растениях и плодах какао, кофе, отмечен в почве и как раневой паразит древесных растений.

Секция *Sporotrichiella* Wollenweber, in C.E.Lewis, 1913.

Для большинства видов секции характерно образование круглых, грушевидных, лимоновидных, реповидных микроконидий. У некоторых видов встречаются также веретеновидные (прямые или изогнутые), яйцевидные микроконидии. Макроконидии от слабо изогнутых до серповидных, с ножкой или без нее. Конидиогенные клетки первичных конидиеносцев у одних видов - монофиалиды и бластические (моно - и полибластические), у других только монофиалиды. Хламидоспоры интеркалярные или терминальные, в цепочках или клубочках, либо отсутствуют.

В секцию входят 4 вида: *F. sporotrichioides* Sherb., *F. poae* (Peck) Wollenw., in Lewis , *F. tricinctum* (Corda) Sacc. и *F. chlamidosporum* Wollenw. & Reinking (по системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) два вида имеют разновидности).

По результатам наших исследований, на территории России широко распространены *F. sporotrichioides, F. poae* и *F. tricinctum.*

Четвертый вид секции - *F. chlamidosporum*, характеризуется образованием яйцевидных и веретеновидных микроконидий в основном, одноклеточных, или с 1-3 перегородками. Конидиогенные клетки первичных конидиеносцев - полибластические, которые могут иметь до 10 локусов. Для вида характерно обильное образование интеркалярных или терминальных хламидоспор, одиночных, в парах, в цепочках или клубочках, с возрастом коричневеющих. Распространен в почве и ризосфере многих растений.

Секция *Submicrocera* Wollenweber, 1926.

Включает один вид - *F. ciliatum* Link (телеоморфа: *Calonectria decora* (Wallr.) Sacc.). Характеризуется очень медленным ростом на агаровых средах; макроскопические характеристики схожи с видами секции *Eupionnotes* (особенно с *F. aquaeductuum*), как подчеркивается в “Атласе …” (Gerlach, Nirenberg, 1982).

Образуются макроконидии в спородохиях и пионнотных слоях, быстро и обильно.

Конидиогенные клетки - монофиалиды. Макроконидии длинные, тонкие, прямые или согнутые, суженные к обоим кончикам, обычно с ножкой в основании, иногда без нее, с 5-7 (иногда с 10) перегородками. Хламидоспоры отсутствуют.

**В 1983 году А.Россман переименовал Calonectria rigidiuscula (Berk.& Br.) Sacc. в Nectria*

rigidiuscula Berk. & Br. (цит. по Windels, 1991). Мы приводим название телеоморфы как Calonectria, т.к. в цитируемых определителях приводится это родовое название. Род Calonectria отличается от рода Nectria тем, что аскоспоры имеют 2 и более перегородок.

Отмечен на отмерших ветвях деревьев (лиственных пород), лишайниках, часто на других грибах. В “Руководстве…” П.Е.Нельсона с соавторами (1983) секция отсутствует.

Секция *Ventricosum* Wollenweber, 1913.

Включает один вид - *F. ventricosum* Appel & Wollenw. (телеоморфа: *Nectria ventricosa* C.Booth). К.Бус (1971) и П.Е.Нельсон с соавторами (1983), объединили эту секцию с секцией *Martiella*.

F. ventricosum характеризуется медленным ростом на агаровых средах. Спорообразование наступает быстро в виде микроконидий, собранных в ложные головки. Позднее появляются небольшие скопления кремовых масс конидий. Отчетливые спородохии или пионнотные слои никогда не образуются. Конидии почти прямые или слабо изогнутые, более широкие в центре, но иногда шире у основания, толстостенные, с закругленной апикальной клеткой, без ножки. При окончательном созревании имеют 3 перегородки, но чаще с 0-2 перегородками. Конидиогенные клетки - очень длинные монофиалиды. Хламидоспоры обильные, образуются быстро, интеркалярные или терминальные, одиночные, в парах, коротких цепочках, клубочках и в конидиях. Отмечен в почве, на картофеле, томатах и других культурах в Европе, в США, на Ближнем Востоке.

Методы выделения и определения грибов рода *Fusarium*

Определители зарубежных авторов (Booth, 1971; Gerlach et Nirenberg, 1982; Nelson et al., 1983), которые мы использовали при идентификации грибов рода *Fusarium*, построены на изучении моноспоровых культур и авторы настаивают на этом. Наши исследования основаны на изучении изолятов грибов, выделенных в “чистую культуру”. Несколько слов о таких понятиях как “чистая культура”, “клон’ и “штамм”: ***чистая культура*** - это культура одного вида, состоящая из его особей; ***клон*** - это культура, полученная в результате бесполого размножения клетки, содержащей одно ядро. Клон является основной единицей учета при изучении изменчивости и наследственности (время существования клона как совокупности генетически однородных клеток ограничено, т.к. в результате мутаций могут возникнуть клетки с новыми свойствами); ***штамм*** - это клоновая по происхождению культура, **отобранная по характерным, специфическим признакам**, сохраняющимся, в отличие от клона, при размножении как бесполым, так и половым путем (Захаров и др., 1976). Поэтому употребление термина “*штамм*” возможно, на наш взгляд, только в таком смысле.

Моноспоровая культура - это культура, полученная из одной конидии. Так как исходная культура состоит из генетически неоднородных особей и при этом сами конидии имеют несколько ядер, то это свидетельствует о необходимости выделения большого количества моноспоровых изолятов (в практической идентификации это крайне затруднительно), чтобы была возможность получить именно те изоляты, которые полностью отражают все признаки, характеризующие тот или иной вид. Конечным результатом этого может быть неправильное определение вида или определение его, в лучшем случае, как разновидности. Тем более, что отсутствуют четкие критерии вариабильности видов (Backhouse et al., 1997). Не

очерчены границы варьирования видов, выход за пределы которых, может рассматриваться как новый вид. Кроме того, как подчеркивают сами авторы, моноспоровые культуры очень нестабильны. Часто образуются пионнотные или мицелиальные варианты. *Мицелиальные* варианты - в культуре, кроме обильного, не пигментированного воздушного мицелия, другие структуры не образуются. *Пионнотные* - поверхность агара покрыта сплошным слоем пионнотов. При этом воздушный мицелий отсутствует. Макроконидии могут быть длиннее и тоньше или короче, чем в исходной культуре (Nelson et al., 1983).

Исследования А.И.Райлло (1950) по изучению изменчивости морфологических признаков в моноспоровых культурах показали, что изоляты, полученные из различных конидий спороношения одного и того же организма, неравноценны в дальнейшем развитии и спороношении. Часть моноспоровых культур, полученных из конидий, выделенных непосредственно из растения, формировали спороношение только в воздушном мицелии, а часть - с образованием спородохиев или пионнотов. Резкое морфологическое различие двух типов спороношения делало неясным, относятся ли эти спороношения к одному организму или к различным, находящимся в культуре, изолированной из растения. Это объясняется тем, что у грибов рода *Fusarium* образование того или иного типа спороношения - прежде всего свойство отдельных конидий в пределах спороношения одного и того же организма**.** Поэтому необходимо, как было сказано выше, выделение большого количества моноспоровых изолятов.

Вместе с тем, чем больше моноспоровых изолятов, тем большую вариабельность спороношения можно наблюдать. В.И.Билай (1977), изучая морфогенез конидий в моноспоровых культурах, также выявила их неравноценность в пределах одного вида. Она считала, что получение моноспоровых культур представляет интерес для изучения биологической равноценности отдельных макроконидий из спородохиев или пионнотов, характеристики отдельных культур и ряда других вопросов, *но не непосредственно для целей идентификации*. Получение чистой культуры изолята вполне достаточно для дальнейшей работы по определению видовой принадлежности организма (Билай, 1955). Кроме того, чистые культуры многих видов при последующих пересевах в течение длительного времени сохраняют морфологические и культуральные признаки, наблюдаемые при первоначальном выделении (Билай, 1955). В 1981 году Х.Ниренберг (Nirenberg, 1981) описала метод посева семян пшеницы и частей растения на среду SNA с последующим прямым определением (не моноспоровых изолятов!) видового состава грибов рода *Fusarium* по морфологии конидий и конидиогенных структур. Метод заслуживает внимания, но он доступен только специалистам, хорошо знакомым с морфологическими особенностями видов, т.к. культуральные характеристики при этом не учитываются. И в тоже время это свидетельствует о том, что в данном случае, выделение моноспоровых изолятов было не обязательным. Используя этот метод идентификации, Х.Ниренберг обнаружила на пшенице 18 видов грибов рода *Fusarium* (включая разновидность одного вида), которые соответствуют видам, выделенным нами на территории России (Иващенко, Шипилова, 2004). Исключение составили: *F. antophilum* (секция *Liseola*), не зарегистрированный нами; *F. proliferatum* (секция *Liseola*), *F. semitectum* и *F. heterosporum* - наоборот, не обнаружены ею, а нами зафиксированны на территории России. Большее количество видов (19), идентифицированных нами, объясняется, в данном случае, тем, что объектом изучения была не только пшеница, но и другие зерновые культуры.

По-видимому, одной из причин требования работы с моноспоровыми изолятами может быть, на наш взгляд, то, что авторам часто приходилось работать с длительно хранившимися культурами и с таковыми, присланными для идентификации. В “Атласе…” В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) сказано, что авторы, помимо выделения и идентифицирования культур из пораженного растительного материала, получали культуры из Европы, Северной и Южной Америки, Азии и Австралии для сравнения или идентификации. В таком случае действительно возникает необходимость изучения отдельных особей присланной культуры, чтобы охарактеризовать вид в целом. Нам также приходилось использовать, в таких случаях, метод моноспоровых культур. Но в практической идентификации, на наш взгляд, в зависимости от задач исследования, использование чистых культур свежевыделенных изолятов позволяет полностью охарактеризовать видовую принадлежность грибов, не разбивая их на особи, что может привести не только к появлению культуральных вариантов, но и к необходимости констатации “новых видов”.

Методы изучения грибов рода *Fusarium* весьма разнообразны и зависят от цели исследования.

Выделение грибов рода *Fusarium* из различных органов растений осуществляют путем посева изучаемого материала на агаризованные питательные среды. Перед посевом семена, фрагменты стеблей, корней промывают в марлевых мешочках под струей водопроводной воды в течение 1-2-х часов. Затем стерилизуют 0.1%-ным раствором азотнокислого серебра ($AgNO_3$) от нескольких секунд до 1 минуты, или выдерживают 1-10 минут в 0.1-5% растворе гипохлорита натрия. Выбор соответствующей концентрации дезинфектора и экспозиции производят в зависимости от ткани объекта. Так, для семян время экспозиции в 0.1% растворе $AgNO_3$ - 1 минута или 1-10 минут в 0.5-5% гипохлорита натрия (NaOCL). Для растительного материала (фрагментов корней, стеблей) - 15-30 секунд в 0.1% растворе $AgNO_3$ или в 0.1-2% растворе гипохлорита натрия в течение 0.5-3 минут. Также используют смесь 5% раствора гипохлорита натрия с 95% спиртом (этанолом) в равном соотношении (Наумов, 1937; Proceedings of the Internaional seed Testing Association, 1968; Booth, 1971; Ioffe, 1974; Raicu et al., 1978; Nelson et al., 1983, 1986; McMullen et al., 1983; Wyk et al., 1986; Duthie et al., 1987; Charles et al., 1994; Kedera et al., 1994; Gilbert et al., 1999).

Изучаемый материал, после стерилизации, несколько раз промывают в стерильной воде, тщательно просушивают между слоями стерильной фильтровальной бумаги и раскладывают, соблюдая стерильность, в чашки Петри (d = 9 см) на картофельно-сахарозный агар (КСА). На целесообразность использования этой среды для изучения морфолого-культуральных признаков грибов рода *Fusarium* указывается в статьях В.Гордона (1952, 1965) и в определителе К.Буса (1971). Перед разливом в чашки Петри в охлажденную до 40^0С среду (для подавления роста бактерий) добавляют стрептомицин-сульфат (60-80 мг /л питательной среды).

При анализе корней, стеблей, почвы, в среду, перед автоклавированием, можно добавлять от 0.5 до 1 г/л ПХНБ (пентахлорнитробензол) для подавления грибов из семейства *Mucoraceae*.

Для фитоэкспертизы семян на анализ берут 100-200 семян и раскладывают, после предварительной, описанной выше, обработки по 5-10 штук (в зависимости от размера семян) на поверхность агаризованной питательной среды. Расстояние между семенами должно быть не меньше 1.5-2 см. При анализе растительного ма-

териала на поверхность питательной среды раскладывают по 5-7 фрагментов растений на чашку (Наумов, 1937; Билай, 1955, 1977, 1982; De Tempe, 1958, 1961; Наумова, 1970; Booth, 1971; Nirenberg, 1981; Nelson et al., 1983, 1986).

Чашки Петри с фрагментами растений или с семенами помещают на 2 суток в термостат (температура 25°С). Через 48 часов (в отдельных случаях уже через 24 часа, если начался активный рост грибов) чашки вынимают из термостата и начинают изоляцию грибов в чистую культуру в отдельные чашки Петри со средой КСА, в которую добавлен стрептомицин-сульфат. При возможности лучше пользоваться пластиковыми чашками, т.к. они пропускают УФ лучи естественного света, которые улучшают пигментацию микромицетов. Исходные чашки Петри с фрагментами растений или с семенами ежедневно просматривают и отсевают появившиеся колонии более медленно растущих или не четко различимых на 2 сутки видов и продолжают выдерживать при комнатной температуре до того момента, пока не будут отсеяны все колонии грибов рода *Fusarium*. Одновременно с изоляцией грибов в чашки Петри, их отсевают и в пробирки со средой КСА (с добавлением стрептомицина-сульфата). Пробирки, содержащие исходную культуру, после инкубирования и тщательной проверки ее чистоты, хранят в холодильнике и используют как исходный материал в зависимости от поставленной задачи: в генетических исследованиях, для изучения патогенности гриба и т.д. Это вызвано тем, что культура, которая претерпевала частые пересевы, может значительно отличаться от исходной. Поэтому для изучения биологических особенностей видов, в зависимости от задач исследования, лучше использовать чистую культуру гриба, выделенную непосредственно из субстрата. Эти пробирки необходимы также в случае загрязнения чашки с культурой гриба, предназначенной для идентификации, для повторного выделения чистой культуры (если культура гриба высохла в пробирках, то ее можно “оживить”, добавив в пробирки среду КСА с небольшим количеством агара (5-7 г/л), и после того, как появится мицелий, пересеять гриб).

Чашки Петри, с отсеянными культурами, помещают в термостат и инкубируют при температуре 25°С. На 5 сутки чашки вынимают из термостата и просматривают. Если возникают сомнения в принадлежности изолированных грибов к роду *Fusarium*, чашки с такими культурами просматривают под малым увеличением микроскопа (мицелий у некоторых грибов других родов на ранних этапах развития также бывает светлым, и отсеянный микромицет может быть ошибочно отнесен к роду *Fusarium*; через 5 суток ошибка становится очевидной).

В случае загрязнения чашки с культурой гриба рода *Fusarium* или в случае смешаной инфекции, что бывает заметно по различному характеру роста грибов или под малым увеличением микроскопа, производят отсев мицелия с противоположных краев растущих колоний в другие чашки (на ранних этапах роста возможно отделить культуру от посторонних микромицетов, но такие чашки следует зарегистрировать и при необходимости выделить из них моноспоровые изоляты, не менее 3-5 для каждой культуры). Одновременно просматриваются и выбраковываются пробирки, соответствующие этим чашкам. Если культуру гриба приходится отсевать в пробирки еще раз, то, в зависимости от задачи исследования, следует это зафиксировать.

Регистрацию изолятов грибов производят по мере выделения их из исследуемого субстрата, а окончательную - после идентификации.

На 5 сутки измеряют диаметр колонии (учитывают среднее двух измерений диаметра). Данная характеристика, отражающая физиологические особенности

видов, помогает в дальнейшей их идентификации.

После инкубирования в термостате, чашки выдерживают при комнатной температуре (20-22ºС) и естественном освещении до окончательной идентификации, располагая чашки так, чтобы на них не попадали прямые солнечные лучи. Как отмечала А.И.Райлло, (1950) яркий солнечный свет изменяет пигмент, особенно в том случае, если виды развивают красные пигменты, которые под влиянием света изменяются в коричневые. В зимний период можно воспользоваться освещением люминесцентными лампами дневного света на 40 ватт, но с обязательным 12 часовым чередованием света и темноты. Расстояние от чашки с культурой гриба до ламп - 40-45 см (Nelson et al., 1983). Использование 12-часового фотопериода (свет-темнота) улучшает спороношение грибов и пигментацию (Oswald, 1949; Райлло, 1950; Booth, 1971; Билай, 1977; Nelson et al, 1983, 1986). Спороношение стимулируется также изменением температурного режима (Наумов, 1936), что использовано нами при инкубировании грибов сначала в термостате при 25°С, а затем при температуре не выше 22°С.

Изучение морфолого-культуральных признаков проводят на 7, 10-15 и, при необходимости, на 30 сутки.

На 7 сутки определяют наличие или отсутствие микроконидий и их форму (в препарате, приготовленном из воздушного мицелия, просматривая его под разными увеличениями микроскопа). К этому времени у большинства видов, для которых это характерно, образуются типичные микроконидии, а у некоторых видов и макроконидии. Чашки с культурами грибов, в которых обнаружены микроконидии, просматривают под малым увеличением микроскопа с тем, чтобы определить наличие или отсутствие цепочек, ложных головок.

В это же время изучают строение первичных конидиеносцев при непосредственном микроскопировании чашки и в препарате (в нераздавленной и раздавленной покровным стеклом капле). Изучение конидиогенных клеток следует проводить на ранних этапах развития культуры и очень тщательно, с тем, чтобы определить наличие или отсутствие полифиалид, полибластических конидиогенных клеток, т.е. необходимо точно установить имеют ли конидиогенные клетки первичных конидиеносцев один локус или несколько. Если между двумя локусами имеется перегородка, то это не полифиалиды. У некоторых видов (например, у *F. semitectum*) изучение конидиеносцев необходимо проводить и в более поздний период, т.к. конидиогенные структуры у них лучше различимы в зрелой культуре.

Форму макроконидий изучают в препарате, приготовленном из мицелия (ближе к субстратному), спородохиев или пионнотов на 10-15 сутки (у некоторых видов типичные конидии могут образовываться и в более ранние сроки). Размеры макроконидий определяют на 15 сутки; если макроконидии в этот срок отсутствуют, то их размеры в этой культуре определяют через следующие 15 суток. Пигментацию колоний описывают на 15 и, для полной характеристики вида, - на 30 сутки (Райлло, 1950). Уже на 2-3 сутки у отдельных видов можно видеть, что на фоне обычно белого мицелия вокруг точки инокуляции появляется пигмент или пигменты, типичные для вида, которые в дальнейшем окрасят и мицелий, и субстрат.

Нередко встречаются культуры плохо спороносящие при обычных условиях. В этом случае осуществляют посев на гвоздично-листовой агар (CLA), голодный агар с листьями лимона или на синтетическую низкопитательную среду SNA (состав сред приведен ниже). Эти среды также прекрасно подходят для изучения ко-

нидиогенных структур, поэтому, при затруднении в определении строения конидиогенных клеток на среде КСА, желательно воспользоваться посевом исходной культуры гриба на вышеуказанные среды.

При пересеве неспорообразующих (аспорогенных) культур или культур, нуждающихся в дополнительной диагностике, мицелий нужно брать из краевой зоны, т.к. если мицелий берется из середины колонии, где накапливаются продукты обмена, повышается изменчивость культуры (Билай, 1982).

Существуют и другие методы получения типичного спороношения. Образование конидий стимулируется при переносе блока аспорогенной культуры с питательной среды на поверхность голодного агара (не содержащего питательных элементов): на границе роста часто возникает зона обильного образования типичных конидий (Билай, 1977). Ускорению процесса образования конидий может способствовать инкубирование культур, отсеянных на КСА, под эритемными лампами с 12- часовым (свет-темнота) циклом; другие методы, которые можно использовать для получения типичного спороношения, приведены при описании состава сред, используемых для идентификации видов.

Если на анализируемом растительном материале или семенах обнаружены спородохии, то чистую культуру можно выделить прямым посевом конидий из спородохиев, а в некоторых случаях и определить вид при микроскопировании макроконидий из спородохиев.

Если обнаружены перитеции, то можно получить культуру гриба следующим образом: на крышку чашки Петри со средой КСА наносят капли стерильной воды, в которые помещают, соблюдая правила асептики, предварительно (очень осторожно) промытые в воде, плодовые тела. Чашки заворачивают в бумагу (чтобы создать большую влажность в чашках) и помещают в термостат. Чашки необходимо просматривать ежедневно и следить, чтобы капля с водой не высохла, при необходимости добавляя в нее стерильную воду. Через некоторое время аскоспоры “выбрасываются” из перитециев на среду, прорастают на ней и образуют колонии гриба.

Выделение грибов рода *Fusarium* из почвы (используя в дальнейшем все описанные выше подходы к инкубированию, отсеву, учету колоний, идентификации видов) осуществляют следующим образом: почву высушивают, просеивают через мелкое сито, чтобы отделить растительные частицы и измельчают в ступке. Навеску почвы (10 г) помещают в колбу с 90 мл стерильной воды, тщательно перемешивают, дают отстояться в течение 30 секунд и делают последующие разведения (два или три) в пробирках с 9 мл стерильной воды. В первую пробирку (первое разведение) стерильной пипеткой вносят 1 мл исходной суспензии из колбы, тщательно перемешивают, берут другой пипеткой из первой пробирки 1 мл суспензии и вносят во вторую пробирку (второе разведение) и т.д. (Gordon, 1956, Билай, 1982). После этого, по 1 мл суспензии из второго, третьего или четвертого разведений (разными пипетками) вносят: а) в пустую стерильную чашку Петри и заливают небольшим слоем питательной среды, охлажденной до 40-45^{0}С, перемешивают, не отрывая чашку от поверхности стола, дают среде застыть и помещают в термостат (последующие процедуры см. выше), или б) на поверхность питательного агара и растирают по поверхности агара стерильной стеклянной палочкой с загнутым концом (стеклянным шпателем).

Можно также получить колонии грибов методом “комочков”: в образец свежей или просушенной почвы помещают кончик прокаленной и остуженной препа-

ровальной иглы или стеклянной трубочки с небольшим диаметром. Оставшиеся на них частицы почвы вносят на поверхность агаровой среды, делая 5-7 уколов (прикосновений) на чашку (все последующие процедуры по изоляции грибов и их изучению см. выше).

Для выделения грибов из почвы, а также из корней можно использовать селективные среды.

Состав сред, используемых для идентификации грибов рода *Fusarium* и для получения сумчатого спороношения в разработках многих авторов (Nash,. Snyder, 1962; Руководство для изучения бактериальных болезней растений, 1968; Tshanz et al., 1975; Левитин, Шестопалов, 1976; Booth, 1977; Степанова, Сидорова, 1981; Nirenberg, 1981; Билай, 1982; Fisher et al., 1982; Nelson et al., 1983; Klotz et al., 1988; Hawksworth et al., 1995; Nirenberg, O”Donnel, 1998; Михайлова и др., 2002).

Голодный агар: 15 г агар-агара на 1 л воды. Режим стерилизации: 30 минут при 1 атмосфере. Среда используется как компонент среды CLA и других (см. ниже). На голодный агар можно также раскладывать стерильные отрезки стеблей пшеницы, стерильные зерна риса для получения типичного спороношения.

Картофельно-сахарозный агар (КСА): 250 г очищенного картофеля (используются только сорта с клубнями белого цвета) нарезают кусочками и варят в 500 мл воды в течение 20-30 минут с момента закипания. Отвар фильтруют, его обьем доводят до 1 литра, добавляют по 20 г сахарозы и агара. Режим стерилизации: 30 минут при 1 атмосфере.

Картофельно-декстрозный агар (КДА): готовится как среда КСА, но вместо сахарозы добавляют декстрозу. Режим стерилизации: 20 минут при 0.5 атмосферы. Среда КДА, также как и среда КСА, широко используется для выделения грибов из растительного материала и для идентификации.

Среда CLA (carnation-leaf agar, гвоздично-листовой агар): нарезанные кусочки листьев гвоздики (размер кусочка приблизительно 5х5 мм), взятых у молодых, необработанных фунгицидами растений, тщательно промывают под струей водопроводной воды. Выдерживают 5 минут в 70% спирте. Промывают в стерильной водопроводной воде и тщательно просушивают между слоями стерильной фильтровальной бумаги. Затем по несколько штук раскладывают в чашки Петри на поверхность 2% голодного агара.

Чашки Петри с культурой гриба, посеянной на среду CLA, инкубируют в течение 7-10 (14) дней при освещении люминесцентными лампами дневного света (ЛБ-40) или эритемными лампами (ЛЭ-30 W) с длиной волны 310-320 нм (близкой к УФ) с 12 часовым (свет-темнота) циклом.

Голодный агар с листьями лимона: вместо листьев гвоздики, как субстрата для получения типичного спороношения, можно использовать листья комнатного лимона. Мелконарезанные листья лимона обрабатывают также как и листья гвоздики и раскладывают на поверхность голодного агара (инкубирование аналогично среде CLA).

Среда SNA: содержит (на 1 л воды): 1 г KH_2PO_4, 1 г KNO_3, 0.5 г $MgSO_4$x7H_20, 0.5 г KCL, 0.2 г глюкозы, 0.2 г сахарозы, 15 г агара.

Режим стерилизации: 20 минут при 0.5 атмосферы.

Среда SNA с кусочками фльтровальной бумаги: содержит (на 1 л воды): 1 г KH_2PO_4, 1 г KNO_3, 0.5 г $MgSO_4$x7H_20, 0.5 г KCL, 0.2 г глюкозы, 0.2 г сахарозы, 0.6 мл 1% NaOH, 23 г агара. Режим стерилизации: 20 минут при 0.5 атмосферы.

На разлитую в чашки Петри и застывшую среду, раскладывают по несколько

кусочков стерильной фильтровальной бумаги, размером 1х2 см.

Чашки Петри с культурой, отсеянной на среду SNA (с фильтровальной бумагой или без нее), инкубируют при 20°С в течение 10-14 суток в темноте или под постоянным освещением эритемными лампами.

Для **разграничения видов в секции *Liseola*** возможно использование следующих сред (инкубирование под люминесцентными лампами с 12 - часовым (свет-темнота) циклом):

а) **KCL - среда**: на 1 л воды добавляют 4-8 г KCL и 15 г агара. Режим стерилизации: 20 мин. при 1 атмосфере.

На 4-5 сутки проводят прямое микроскопирование с целью выявления цепочек микроконидий, моно - или полифиалид. На этой среде могут образовываться округлые конидии, типичные для некоторых видов этой секции.

б) **Кукурузная среда**: 20 г кукурузной муки кипятят в 1 л воды в течение 1 часа, фильтруют, доводят до 1 литра, добавляют 20 г агара. Режим стерилизации: 15 мин. при 0.5 атмосферы. Добавляя к среде 20 г сахарозы и 20 г пептона, можно усилить рост мицелия. В среде без добавок преобладает спороношение.

в) **Среда с зернами кукурузы или риса:** среду с зернами риса готовят из расчета 2 г риса на 6 мл воды. Рис предварительно промывают, помещают необходимое для анализа количество риса в колбу и заливают водой, придерживаясь приведенного выше расчета. Зерна кукурузы промывают, помещают в колбу и заливают таким количеством воды, чтобы ее слой был выше зерен приблизительно на 1см. Режим стерилизации: 30 мин. при 1 атмосфере. После стерилизации зерна раскладывают в чашки Петри на стерильную фильтровальную бумагу, предварительно смоченную водой.

г) **Сусло-агар:** 300 мл неохмеленного сусла (8^{0} по шкале Баллинга), 20 г агара, 700 мл воды. Режим стерилизации: 20 мин при 1 атмосфере.

д) **Агар на отваре из овсянной муки**: 100 г муки кипятят в 1 л воды на водяной бане в течение часа, фильтруют, добавляют 2% агара. Режим стерилизации: 30 мин. при 1 атмосфере.

Хламидоспоры в некоторых культурах появляются лишь с возрастом (нередко через месяц и более). Ускоряет их образование использование **почвенного агара; среды CLA** и **перенос блока с культурой гриба в воду**.

Почвенный агар: 200 г почвы настаивают в течение суток в 1 литре воды, фильтруют, добавляют 20 г агара. Режим стерилизации: 2 часа при 1 атмосфере.

Почвенный агар (другого способа приготовления): 250 г сухой почвы, 500 мл воды, 7.5 г агара. Режим стерилизации: 15 мин. при 2 атмосферах.

Получение перитециев (с учетом гетеро - и гомоталличности грибов) возможно:

- при использовании высушенных стеблей донника, пшеницы, нарезанных кусочками в половину длины пробирки, помещенных в пробирки с ватным тампоном на дне и с добавлением от 1 до 2 мл воды. Режим стерилизации: 30 мин. при 1 атмосфере;

- на стерилизованных фрагментах стеблей кукурузы, помещенных в стерильные пластиковые пакеты;

- на среде, составленной из отваров моркови, свеклы, петрушки с добавлением томатного сока, следующего состава: отвары 30 г моркови, 60 г свеклы, 5 г петрушки; 50 мл томатного сока; 3 г $CaCO_3$, 20 г агара на 1 л воды. Режим стерилизации: 30 мин. при 1 атмосфере.

- на среде CLA и на голодном агаре с листьями лимона (состав сред приведен выше)

Режим инкубирования для получения перитециев: при освещении люминесцентными лампами дневного света или при освещении эритемными лампами, с 12 часовым (свет-темнота) циклом; либо под постоянным освещением эритемными лампами.

Состав селективных сред для изоляции грибов рода *Fusarium* из почвы (можно использовать и для корней).

Среда Нэша и Снайдера (Nash and Snyder, 1962)**:** На 1 л воды 15 г пептона, 1 г KH_2PO_4, 0.5 г $MgSO_4$x$7H_20$, 20 гара, 1 г ПХНБ. Режим стерилизации: 30 мин. при 1 атмосфере.

Среда Бакстона (Buxton, Kendrick, 1963) в модификации М.Ю.Степановой и С.Ф.Сидоровой (1981): на 1 л воды - 2 г $NaN0_3$, 1 г K_2HPO_4, 0.5 г KCL, 0.5 г $MgSO_4$x$7H_20$, 0.01 г $FeSO_4$, 20 г агара. Режим стерилизации: 30 мин. при 1 атмосфере. В охлажденную до 45^0С среду добавляют (на 1 л среды): медицинскую желчь - 15 мл, ПХНБ - 1 г, стрептомицин 0.3 г.

Классификация грибов рода *Fusarium* на хлебных злаках на территории России

Классификация грибов приводится на основе анализа таксономических критериев, изложенных в изданиях В.И.Билай (“Фузарии”, 1955, 1977); К.Буса (Booth , “The Genus *Fusarium*”, 1971); В.Герлаха и Х.Ниренберг (Gerlach & Nirenberg, “The Genus *Fusarium* - a Pictorial Atlas”, 1982); П.Е.Нельсона с соавторами (Nelson et al., “*Fusarium* spesies: An Illustrated Manual for Identification”, 1983).

На территории России на зерновых культурах и в их ризосфере нами зарегистрировано 18 видов грибов рода *Fusarium,* которые принадлежат к 9 секциям в соответствии с классификациями В.Герлаха и Х.Ниренберг (Gerlach, Nirenberg, 1982) и П.Е.Нельсона с соавторами (Nelson et al., 1983). В таблице 2 приведена классификация грибов рода *Fusarium,* распространенных на территории России, в соответствии с указанными выше системами. Кроме того, в эту таблицу включены синонимы видов, согласно системам К.Буса (Booth, 1971) и В.И.Билай (1955, 1977).

Последние две системы при составлении сводной классификационной таблицы использованы нами с тем, чтобы в полной мере отразить все синонимы, которые имеет тот или иной вид. Система В.И.Билай (1955, 1977) широко используется в нашей стране и, хотя некоторые виды согласно современной номенклатуре имеют иное название, она также включена в классификационную таблицу.

В классификационной таблице (табл. 2) синонимы видов приведены согласно цитируемым выше изданиям, за исключением видов *F. oxysporum* и *F. solani* по системе П.Е.Нельсона с соавторами, поскольку все виды секции *Elegans* авторы приводит как синонимы вида *F. oxysporum,* а все виды секции *Martiella* указывают как синонимы вида *F. solani*.

В таблицу не включены синонимы, которые В.И.Билай (1955, 1977) приводит для видов секции *Sporothrichiella,* и разновидности вида *F. oxysporum,* изолированные из различных растений (их более 10), которые автор относит к синонимам основного вида.

Для вида *F. sambucinum* указаны также синонимы из самостоятельной работы Х.Ниренберг, опубликованной в 1995 году, в которой автор описывает морфолого-

культуральные характеристики этого вида (Nirenberg, 1995).

Из-за некоторых несоответствий между системами разных авторов при определении таксономического положения отдельных видов, приводится ссылка на авторов с указанием тех синонимов, которые они приводят в своих системах. Отсутствие ссылки на авторов системы означает, что синонимы к виду не указаны.

Названия сумчатых стадий (телеоморф) приведены по К.Бусу (1971), В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982) и П.Е.Нельсону с соавторами (1983).

Номенклатура секций приведена согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982), за исключением секции *Discolor* Wollenw, 1913, название которой приведено в соответствии с определителями других, цитируемых выше, авторов.

Таблица 2. Классификация грибов рода *Fusarium* распространенных на территории России

Секция	Вид: анаморфа, телеоморфа и их синонимы
Arthrosporiella Sherb. (1915)	***F. semitectum*** **Berkeley & Ravenel in Berkeley (1875)** **Syn**.: *Pseudofusarium fusarioideum* Matsushima (1971); *Pseudofusarium semitectum* (Berk. & Rav.) Matsushima (1975)*; *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen (pr. p.); *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen var. *arthrosporioides* (Sherb.) Messiaen & Cassini (pr. p.)**; *F. wollenweberii* Raillo*** **Телеоморфа**: не известна.

** Синонимы вида согласно В.Герлаху и Г.Ниренберг (1982).*
*** Синонимы вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*
**** Синонимы вида согласно В.И.Билай (1955, 1977).*

Секция	Вид: анаморфа, телеоморфа и их синонимы
Discolor Wollenw. (1913)	***F. culmorum*** **(W. G. Smith) Saccardo (1895)** **Syn.:** *Fusisporium culmorum* W.G.Smith (1884)*; *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen "*Culmorum*''; *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen var. *culmorum* (Schwabe) (sic) W.C.Snyder & H.N.Hansen **; *F. culmorum* (W.G.mith) Sacc. var. *cerealis* (Cooke) Wollenw. (1931); *F. discoloriformis* Raillo (1950); *F. sambucinum* Fuck. var. *cerealis* (Cooke) Raillo (1950) ***; *F. culmorum* (W.G.Smth) Sacc. var. *leteius* (= *lethaeum*) Sherb.**** **Телеоморфа**: не известна

** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971).*
*** Синонимы вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*
**** Синонимы вида согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982).*
***** Из системы В.И.Билай (1977) приведен только этот синоним и синоним, который вошел в список ***, остальные 5 синонимов, указанные автором для этого вида, в других системах рассматриваются как самостоятельные виды.*

Секция	Вид: анаморфа, телеоморфа и их синонимы
	F. graminearum **Schwabe (1838)** **Syn.:** *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen "*Graminearum*"; *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen var. *graminearum* (Schwabe) W.C.Snyder & H.N.Hansen* **Телеоморфа:** *Gibberella zeae* (Schwein.) Petch. (1936)** **Syn**.: *G. saubinetii* (Mont.) Sacc. (pr. p.)***

** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971) и П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*
*** Название телеоморфы согласно К.Бусу (1971).*

**** Название телеоморфы согласно В.И.Билай (1955, 1977).*

Секция	Вид: анаморфа, телеоморфа и их синонимы
	F. heterosporum **Nees ex Fries (1832)** **Syn**.: *F. heterosporum* Nees (1818); *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen (pr. p.)*; *F. reticulatum* Mont. (1843); *F. reticulatum* Mont. var. *negundinis* (Sherb.) Wollenw. (1931)**; *F. heterosporum* Nees var. *negundinis* (Sherb.) Raillo; *F. flocciferum* Corda*** **Телеоморфа**: *Gibberella gordonia* Booth (1971)****

** Синонимы вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*
** и ** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971).*
*** и *** Синонимы вида согласно В.И.Билай (1977).*
F. flocciferum указан как синоним вида F. heterosporum только у В.И.Билай (1977).
*В системе В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) синонимы вида отсутствуют. Обозначенные ** и *** виды, авторы описывают как самостоятельные, причем для F. reticulatum они указывают синоним - F. heterosporum Nees ex Fr. f.2 Raillo.*
***** В.Герлах и Х.Ниренберг (1982), не приводят телеоморфу у F. heterosporum, но указывают ее для вида F. reticulatum: Gibberella cyanea (Sollm.) Wollenw. (1916); или, под вопросом, G. gordonii C. Booth (1971); В.И.Билай (1955, 1977) приводит телеоморфу - G. cianea (Sollm.), по В.Волленвеберу. Мы приводими название телеоморфы для вида F. heterosporum по К.Бусу (1971).*

Секция	Вид: анаморфа, телеоморфа и их синонимы
	F. sambucinum **Fuckel (1869)** **Syn**.: *Sphaeria pulicaris* Fries (1823); *Selenosporium sarcochroum* Desm. (1850); *F. sarcochroum* (Desm.) Sacc. (1879)*; *F. sambucinum* Fuckel f. 2 и f. 6, Wollenw. (1931); *F. sambucinum* Fuckel var. *minus* Wollenw. (1931); *F. roseum* Link (nomen ambiguum) (1809); *F. roseum* Link ex Gray emend Snyder & Hansen pr. p., (1945); *F. sulphureum* Schlecht. sensu Wollenw. (1824); *F. trichothecioides* Wollenw. (1912)**; *F. bactridioides* Wollenw.; *F. sulphureum* Schlecht; *F. sambucinum* Fuck. var. *trichothecioides* (Wollenw.) Bilai***; *F. culmorum* (W.G.Sm.) Sacc. var. *cereale* (Cke.) Wollenw.; *F. sambucinum* Fuckel var. *cereale* (Cke.) Raillo **** **Телеоморфа**: ***Gibberella pulicaris*** (Fries) Sacc. (1877)***** **Syn.**: *G. pulicaris* (Fr.) Sacc. var. *minor* Wollenw.

** Синонимы вида, согласно К.Бусу (1971).*
*** Синонимы вида, согласно Х.Ниренберг (1995).*
В "Атласе ..."(1982) В.Герлах и Х.Ниренберг рассматривают виды F. sulphureum и F. bactridioides как самостоятельные. F. trichothecioides, предположительно, *как синоним к виду F. sulphureum. В 1995 году Х.Ниренберг отнесла F. sulphureum и F. trichothecioides к синонимам вида F. sambucinum Fuckel с телеоморфой G. pulicaris (Fr. ex Fr.) Sacc. (1877).*
**** Синонимы вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983); в их определителе F. trichothecioides и F. sulphureum также приведены как синонимы вида.*
***** Синонимы вида, согласно В.И.Билай (*1977). *F. sulphureum также приведен как синоним вида F. sambucinum.*
***** Название телеоморфы согласно К.Бусу (1971), syn. - согласно В.И.Билай (1977).

Секция	Вид: анаморфа, телеоморфа и их синонимы
Elegans Wollenw. (1913)	***F. oxysporum*** **Schlechtendal (1824) emend Snyder & Hansen (1940)** **Syn**.: *F. angustum* Sherb. (1915); *F. bostrycoides* Wollenw. & Reining (1925); *F. bulbigenum* Cooke & Massee (1887); *F. conglutinans* Wollenw. (1913); *F. vasinfectum* Atkinson (1892); *F. orthoceras* Appel & Wollenw. (1910); *F. dianthi* Prill & Delacr. (1899); *F. lini* Bolley (1902); *F. tracheiphilum* E.F.Smith (1899)* **Телеоморфа**: не известна

** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971), В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982), В.И.Билай (1955, 1977).*

Eupionnotes Wollenw. (1913)	***F. dimerum*** **Penzig in Saccardo (1882)** **Syn.**: *F. episphaeria* (Tode) W.C.Snyder & H.N.Hansen (1945)*; *F. aguaeductuum* (Radlk & Rabh.) Lagerh. var. *dimerum* (Penz.) Raillo (1950)**; *F. lunatum* (Ell. & Ev.) Arx (1957)***; *F. dimerum* Penz.; *F. dimerum* Penz. var. *nectrioides* Wollenw.; *F. dimerum* Penz. var. *violaceum* Wollenw.; *F. dimerum* Penz. var. *pusillum* Wollenw.; *F. flavum* (Fr.) Wollenw.; *F. aguaeductuum* (Radlk et Rabh.) Lagerh. var. *flavum* (Fr.) Raillo; *F. dimerum* (Penz.) Booth**** **Телеоморфа**: не известна

** Синонимы вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*
** и ** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971).*
*** и *** Синонимы вида согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982).*
***** Синонимы вида согласно В.И.Билай (1955, 1977).*

	F. merismoides **Corda (1838)** **Syn.:** *F. episphaeria* (Tode) Fr. emend W.C.Snyder & H.N.Hansen (1945)*; *F. merismoides* var. *chlamidosporale* Wollenw. (1931); *F. merismoides* var. *crassum* Wollenw. (1931)** **Телеоморфа**: не известна

** Синонимы вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1982).*
*** Синонимы вида согласно В.И.Билай (1955, 1977).*
** и ** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971). В "Атласе ..." В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) синонимы вида не приведены. Указанные выше синонимы**, приведенные как разновидности вида у некоторых авторов, в "Атласе ..." описаны как самостоятельные виды.*

Gibbosum Wollenw. (1913)	***F. acuminatum*** **Ellis & Everhart (1895) & Wollenweber (1917)** **Syn.:** *F. scirpi* Lamb. & Fautr. var. *acuminatum* (Ell. & Ev.) Wollenw. (1931); *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen (1945)*; *F. equiseti* (Corda) Sacc. var. *acuminatum* (Ell. & Ev.) Bilai; *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen "*Acuminatum*"; *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen var. *gibbosum* (Wollenw.) Messiaen & Cassini pr. p.**; *F. scirpi* Lamb. & Fautr., sub sp. *acuminatum* (Ell. & Kellerm.) Raillo (1950); *F. scirpi* Lamb. & Fautr. var. *acuminatum* (Ell. & Kellerm.) Wollenw. (1931); *F. gibbosum* Appel. & Wollenw. emend Bilai var. *acuminatum* (Ell. & Kellerm.) Bilai (1955)*** **Телеоморфа**: ***Gibberella acuminata*** **C. Booth (1971)****** **Syn.:** ***Gibberella acuminata*** **Wollenw. (1943)**

** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971).*
*** Синонимы вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*
**** Синонимы вида согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982).*
***** Номенклатура телеоморфы согласно К.Бусу (1971).*

	F. equiseti **(Corda) Saccardo (1886)** **Syn**.: *Selenosporium equiseti* Corda (1838); *F. scirpi* Lamb. & Fautr. (1894)*; *F. equiseti* (Corda) Sacc. pr. p.; *F. scirpi* Lamb. & Fautr. var. *compactum* Wollenw.; *F. scirpi* Lamb. & Fautr. var. *filiferum* (Preuss) Wollenw. ; *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen "*Equiseti*" pr. p.; *F. roseum* Link emend. W.C.Snyder & H.N.Hansen "*Gibbosum*" pr. p.; *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen var. *gibbosum* (Wollenw.) Messiaen & Cassini pr. p.**; *F. gibbosum* Appel. & Wollenw. (1910) emend Bilai (1955)*** **Телеоморфа:** ***Gibberella intricans*** **Wollenw. (1931)******

** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971). П.Е.Нельсон с соавторами (1983) рассматривают вид F. scirpi как самостоятельный.*
*** Синонимы вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983). В.Герлах и Х.Ниренберг (1982) F. compactum описывают как самостоятельный вид, а F. scirpi - как синоним к нему.*
**** Синонимы вида согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982).*
*****Название телеоморфы согласно К.Бусу (1971).*

Liseola Wollenw. et al. (1925)	***F. verticillioides** (Sacc.) Nirenberg (1976)** **Syn.:** *F. moniliforme* Sheldon (1904)** *Oospora verticillioides* Sacc. *F. moniliforme J.* Sheld. (1904) sensu Wollenw.& Reinking **Телеоморфа:** ***Gibberella moniliformis*** **Wineland. (1924)*****

** Номенклатура вида и его синонимы согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982);*
*** По системам П.Е.Нельсона с соавторами (1983) и К.Буса (1977) название вида - F. moniliforme, его синонимы по системе П.Е.Нельсона с соавторами (1983) - F. verticillioides и F. fujikuroi; Телеоморфа в обеих системах- G. fujikuroi* (Sawada) Wollenw. (1931)
**** Название телеоморфы согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982).*

	F. proliferatum **(Matsushima) Nirenberg (1976)*** **Syn**.: *Cephalosporium proliferatum* Matsushima (1971); *F. moniliforme* J.Sheld. sensu Wollenw. & Reinking (1935); *F. moniliforme* J. Sheld. emend W.C.Snyder & H.N.Hansen pr. p.** **Телеоморфа**: не известна

** Номенклатура вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*
(В определителях К.Буса (1971) и В.И.Билай (1955, 1977) этот вид отсутствует).
*** Синонимы вида согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982) и П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*

	F. subglutinans **(Wollenw. & Reinking) P.E.Nelson, Toussoun & Marasas (1983)*** **Syn.:** *F. sacchari* (Butler) Gams var. *subglutinans* (Wollenw. & Reinking) Nirenberg; *F. moniliforme* J.Sheld. emend W.C.Snyder & H.N.Hansen "*Subglutinans*" sensu W.C.Snyder & H.N.Hansen & Oswald. **Телеоморфа:** *Gibberella subglutinans* (Edwards) P.E.Nelson, Toussoun & Marasas (1983)

** Номенклатура вида, его синонимы и название телеоморфы согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983)***.**

Martiella Wollenw. (1913)	***F. solani*** **(Martius) Saccardo (1881) emend Snyder & Hansen pro parte (1941)** **Syn.:** *Fusisporium solani* Mart. (1842); *F. javanicum* Koord. (1907)*; *F. solani* (Mart.) Appel & Wollenw. (1910); *F. solani* (Mart.) Appel & Wollenw. var. *minus*, Wollenw. (1917); *F. solani* (Mart.) Appel & Wollenw. var. *striatum* (Sherb.) Wollenw. (1931); *F. solani* (Mart.) Appel & Wollenw. var. *martii* (Appel & Wollenw.) Wollenw. (1931); *F. solani* (Mart.) Appel & Wollenw. var. *aduncisporum* (Weimer & Harter) Wollenw. (1931); *F. solani* (Mart.) Sacc. emend W.C.Snyder & H.N.Hansen pr. p., 1941**; *F. martii* Appel & Wollenw.; *F. martii* Appel & Wollenw. var. *pisi* F.R.Jones; *F. martii* Appel & Wollenw. var. *phaseoli* Burkh.; *F. martii* Appel & Wollenw. var. *minus* Sherb.*** **Телеоморфа**: *Nectria haematococca* Berk. & Broome (1873)****

** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971).*
*** Синонимы вида согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982).*
**** Синонимы вида согласно В.И.Билай (1955, 1977).*
***** Телеоморфа согласно К.Бусу (1971).*
В "Атласе ..." В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982) телеоморфа - Nectria haematococca

Berk. & Br. var. brevicona (Wollenw.) Gerlach in P.E.Nelson, Toussoun & Cook, 1981. Синонимы: Hypomyces haematococcus (Berk. & Br.) Wollenw. var. breviconus Wollenw.(1930); Nectria cancri Rutgers (1913); Hypomyces haematococca (Berk. & Br.) Wollenw. var. cancri (Rutgers) Wollenw. (1931).

В определителе В.И.Билай (1977) телеоморфа не указана.

Roseum Wollenw. (1913)	***F. avenaceum* (Corda ex Fries) Saccardo (1886)** **Syn.:** *Fusisporum avenaceum* Fr. (1832)*; *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen *"Avenaceum"*; *F. roseum* Link emend W.C.Snyder & H.N.Hansen var. *avenaceum* (Sacc) W.C.Snyder & H.N.Hansen**; *F.De Tonianum* Sacc.; *F. avenaceum* (Fr.) Sacc. var. *De Tonianum* (Sacc.) Raillo*** **Телеоморфа**: *Gibberella avenaceae* R.J.Cook (1967)****

** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971).*
*** Синонимы вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*
**** Синонимы вида согласно В.И.Билай (1977).*
***** Телеоморфа согласно К.Бусу (1971)*

Sporotrichiella Wollenw., in Lewis (1913)	***F. poae* (Peck) Wollenweber, in Lewis (1913)** **Syn.:** *F. tricinctum* (Corda) Sacc. emend W.C.Snyder & H.N.Hansen (1945) pr. p*; *Sporotrichum poae* Peck (1902); *F. poae* (Peck) Wollenw. f. *pallens* Wollenw. (1930)**; *F. sporotrichiella* Bilai var. *poae* (Peck) Bilai (1955)*** **Телеоморфа**: не известна

** Синонимы вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*
** и ** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971).*
**** Синонимы вида согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982).*

	***F. sporotrichioides* Sherbakoff (1915)** **Syn.:** *F. sporotrichiella* Bilai var. *sporotrichioides* (Sherb.) Bilai, 1955*; *F. tricinctum* (Corda) Sacc. emend W.C.Snyder & H.N.Hansen (1945); *F. sporotrichioides* var. *minor* Wollenw. (1935)** **Телеоморфа**: не известна

** Синонимы вида согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982) и П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*
** и ** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971).*

	F. tricinctum* (Corda) Saccardo (1886)** **Syn.:** *Selenosporium tricinctum* Corda (1838); *F. citriforme* Jamalainen (1943)*; *F. sporotrichioides* var. *tricinctum* (Corda) Raillo (1950); *F. sporotrichiella* Bilai var. *tricinctum* (Corda) Bilai (1955)**; *F. sporotrichioides* Sherb. var. *tricinctum*; *F. tricinctum* Corda emend W.C.Snyder & H.N.Hansen pr. p. **Телеоморфа**: *Gibberella tricincta* El-Gholl, McRitchie, Schoulties and Ridings (1978)****

** Синонимы вида согласно К.Бусу (1971).*
*** Синонимы вида (и F. citriforme Jamalainen) согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982).*
**** Синонимы вида согласно П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*
***** Название телеоморфы по П.Е.Нельсону с соавторами (1983).*

В таблице 3 приведены названия видов и их синонимы согласно Индексу Грибов (Indexfungorum), опубликованному в интернете на сайте

http://www.indexfungorum.org

Таблица 3. Название вида и его синонимы согласно Индексу Грибов (Indexfungorum)

Виды (Current name)	Синонимы
Gibberella acuminata C.Booth 1971	***Fusarium acuminatum*** Ellis & Everh. (1895); *Fusarium gibbosum* var. *acuminatum* (Ellis & Everh.) Bilaĭ (1987); *Fusarium scirpi* F.Lamb. & Fautrey (1894); *Fusarium scirpi* subsp. *acuminatum* (Ellis & Everh.) Raillo (1950); *Fusarium scirpi* var. *acuminatum* (Ellis & Everh.) Wollenw.
Gibberella avenacea R.J.Cook 1967	***Fusarium avenaceum*** (Fr.) Sacc. (1886) *Fusarium avenaceum* f. fabae (T.F.Yu) W.Yamam. (1955); *Fusarium avenaceum* var. fabae T.F.Yu, (1944); *Fusarium herbarum* var. *avenaceum* (Fr.) Wollenw. (1930); *Fusisporium avenaceum* Fr. (1832)
Fusarium culmorum (W.G.Sm.) Sacc. 1895	*Fusisporium culmorum* W.G.Sm. (1884)
Microdochium dimerum (Penz.) Arx 1984	***Fusarium dimerum*** Penz. (1882); *Fusarium aquaeductuum* var. *dimerum* (Penz.) Raillo (1950)
Gibberella intricans Wollenw. 1930	***Fusarium equiseti*** (Corda) Sacc. (1886); *Fusarium falcatum* Appel & Wollenw.; *Fusarium gibbosum* Appel & Wollenw., (1910); *Fusarium roseum* var. *gibbosum* (Appel & Wollenw.) Messiaen & R.Cass., (1988); *Fusarium roseum* var. *gibbosum* (Appel & Wollenw.) Messiaen & R.Cass., (1968); *Selenosporium equiseti* Corda, (1838)
Gibberella zeae (Schwein.) Petch 1936	***Fusarium graminearum*** Schwabe (1839); *Botryosphaeria saubinetii* (Mont.) Niessl; *Dichomera saubinetii* (Mont.) Cooke (1878); *Dothidea zeae* (Schwein.) Schwein. (1832) [1834]; *Fusarium roseum* Link (1832); *Gibberella saubinetii* Mont. (1856); *Gibberella roseum* (Link) W.C.Snyder & H.N.Hansen (1945); *Gibberella saubinetii* (Mont.) Sacc. (1879); *Sphaeria saubinetii* Berk. & Broome (1848) [1849]; *Sphaeria zeae* Schwein. (1822)
Gibberella gordonii C.Booth 1971	***Fusarium heterosporum*** Nees & T.Nees (1818)
Fusarium merismoides 1838	*Fusarium rimosum* (Peck) Sacc. *Fusisporium rimosum* Peck
Fusarium oxysporum Schltdl. 1824	*Fusarium bulbigenum* Cooke & Massee (1887)
Fusarium poae (Peck) Wollenw., in Lewis 1913	*Fusarium sporotrichiella* var. *poae* (Peck) Bilaĭ (1987); *Fusarium sporotrichiella* var. *poae* (Peck) Bilaĭ (1953); *Fusarium tricinctum* f. *poae* (Peck) W.C.Snyder & H.N.Hansen, (1945); *Sporotrichum anthophilum* Peck (1906); *Sporotrichum poae* Peck (1903)
Fusarium proliferatum (Matsush.) Nirenberg	*Cephalosporium proliferatum* Matsush. (1971); *Fusarium proliferatum* (Matsush.) Nirenberg ex Gerlach &

ex Gerlach & Nirenberg 1976	Nirenberg (1976)
Gibberella pulicaris (Fr.) Sacc. 1877	***Fusarium sambucinum*** Fuckel (1870); *Botryosphaeria pulicaris* (Fr.) Ces. & De Not.; *Gibberella pulicaris* (Fr.) Fr.; *Nectria pulicaris* (Fr.) Tul. & C.Tul. (1865); *Sphaeria pulicaris* Fr., (1823)
Fusarium incarnatum (Desm.) Sacc. 1886	***Fusarium semitectum*** Berk. & Ravenel, (1875) *Fusarium semitectum* Berk. & Ravenel, (1875) var. *semitectum* *Fusisporium incarnatum* Desm. *Pseudofusarium semitectum* (Berk. & Ravenel) Matsush., (1975)
Nectria haematococca Berk. & Broome 1873	***Fusarium solani*** (Mart.) Sacc. (1881); *Fusarium eumartii* C.W.Carp. (1915); *Fusarium martii* Appel & Wollenw. (1910); *Fusarium solani* (Mart.) Sacc., (1881); *Fusarium solani* f. *eumartii* (C.W.Carp.) W.C.Snyder & H.N.Hansen (1941); *Fusarium solani* f. sp. *eumartii* C.W.Carp.; *Fusarium solani* var. *eumartii* (C.W.Carp.) Wollenw. (1931); *Fusarium solani* var. *martii* (Appel & Wollenw.) Wollenw. (1930); *Fusarium solani* var. *striatum* (Sherb.) Wollenw., (1931); *Fusarium striatum* Sherb. (1915); *Fusisporium solani* Mart. (1842); *Hypomyces cancri* (Rutgers) Wollenw. ; *Hypomyces haematococcus* var. *cancri* (Rutgers) Wollenw. (1930); *Nectria cancri* Rutgers ;
Fusarium sporotrichioides Sherb. 1915	*Fusarium sporotrichiella* Bilaĭ (1953); *Fusarium sporotrichiella* var. *sporotrichioides* (Sherb.) Bilaĭ (1953);
Fusarium subglutinans (Wollenw. & Reinking) P.E.Nelson, Toussoun & Marasas 1983	*Fusarium moniliforme* var. *subglutinans* Wollenw. & Reinking (1925); *Fusarium neoceras* var. *subglutinans* (Wollenw. & Reinking) Raillo (1950); *Fusarium sacchari* var. *subglutinans* (Wollenw. & Reinking) Nirenberg (1976);
Gibberella tricincta El-Gholl, McRitchie, Schoult. & Ridings 1978	***Fusarium tricinctum*** (Corda) Sacc. (1886); *Fusarium citriforme* Jamal. (1943) ; *Fusarium sporotrichiella* var. *tricinctum* (Corda) Bilaĭ (1987); *Fusarium sporotrichiella* var. *tricinctum* (Corda) Bilaĭ (1953); *Fusarium sporotrichioides* var. *tricinctum* (Corda) Raillo (1950); *Selenosporium tricinctum* Corda (1838)
Gibberella moniliformis Wineland 1924	***Fusarium verticillioides*** (Sacc.) Nirenberg (1976); *Fusarium moniliforme* J.Sheld. (1904) *Oospora verticillioides* Sacc. (1882)

Примечание: 1. в таблице 3 жирным шрифтом в графе синонимы нами выделены названия видов, соответствующие таковым в таблице 2.

2. Номенклатура видов приведена в авторской редакции. Следует отметить несовпадение года описания некоторых видов. Например, ссылка на В.И.Билай, как автора вида, датируется 1953 и 1987 годами, в то время, как монографии В.И.Билай опубликованы в 1955 и 1977 годах. На иные расхождения указано в примечаниях при описании морфолого-культуральных признаков.

Анализируя классификационные таблицы 2 и 3, можно видеть некоторые несовпадения в фамилиях авторов, указанных для отдельных видов. Учитывая, что Индекс Грибов более позднее обобщающее издание, фамилии некоторых авторов

вида, при описании морфолого-культуральных характеристик видов, мы приводим согласно Индексу Грибов, не меняя при этом видовых названий анаморф. Например, авторы вида *F. acuminatum* по системе К.Буса (1971) - Ellis & Everhat, 1895 and Wolleweber, 1917, нами приводятся авторы, указанные в Индексе Грибов - Ellis & Everhart., 1895 (т.е. приводятся только авторы, первые описавшие вид). Для видов *F. avenaceum, F. oxysporum, F. solani* и *F. semitectum,* в отличие от системы К.Буса (1971), представленной в таблице 2, также приводятся авторы в соответствии с Индексом Грибов (т.е. более кратко). Иные несовпадения отражены в примечаниях. Сокращения фамилий авторов приведены согласно Р.М.Кирку и А.Е.Анселлу (Kirk, Ansell, 1992).

В таблице 4 приведены ареалы грибов рода *Fusarium*, распространенных на семенах зерновых культур.

Таблица 4. Ареалы грибов рода *Fusarium* на территории России

Виды	Семена, растение-хозяин	Ареал вида (регион, край)
F. acuminatum	Пшеница, рожь, овес, ячмень, кукуруза.	Нижневолжский, Волго-Вятский, Центрально-Черноземный, Северо-Кавказский, Уральский, Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский, Дальний Восток.
F. avenaceum	Пшеница, рожь, овес, ячмень, тритикале.	Северо-Западный, Центральный, Центрально-Черноземный, Волго-Вятский, Нижневолжский, Средневолжский, Северо-Кавказский, Уральский, Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский, Дальний Восток.
F. culmorum	Пшеница, рожь, овес, ячмень, кукуруза.	Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Центрально-Черноземный, Краснодарский край, Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский,.
*F. dimerum**	Овес, рожь.	Северо-Западный, Нижневолжский.
F. equiseti	Пшеница, рожь, ячмень, овес, кукуруза.	Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Нижневолжский, Средневолжский, Центрально-Черноземный, Северо-Кавказский, Уральский, Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский.
F. graminearum	Пшеница, рожь, овес, ячмень, тритикале, кукуруза, сорго.	Центрально-Черноземный, Северо-Кавказский, Дальний Восток.
F. heterosporum	Пшеница, рожь.	Средневолжский, Северо-Кавказский, Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский..
*F. merismoides**	Пшеница, рожь, ячмень.	Северо-Западный.
F. oxysporum	Овес, пшеница, рожь, ячмень, кукуруза, сорго.	Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Поволжье, Центрально-Черноземный, Северо-Кавказский, Уральский, Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский, Дальний Восток.
F. poae	Пшеница, рожь, ячмень, овес, кукуруза.	Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Центрально-Черноземный, Поволжье, Северо-Кавказский, Ураль-

		ский, Западно-Сибирский, Дальний Восток.
F. proliferatum	Пшеница, кукуруза, сорго.	Центрально-Черноземный, Северо-Кавказский, Западно-Сибирский.
F. sambucinum	Пшеница, ячмень, овес; кукуруза..	Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Поволжье, Центрально-Черноземный, Северо-Кавказский, Уральский, Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский, Дальний Восток.
F. semitectum	Пшеница, сорго, кукуруза, рис.	Центрально-Черноземный, Северо-Кавказский, Дальний Восток.
F. solani	Пшеница, рожь, овес, ячмень, кукуруза.	Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Поволжье, Центрально-Черноземный, Уральский, Северо-Кавказский, Дальний Восток.
F. sporotrichioides	Пшеница, рожь, ячмень, овес, тритикале, кукуруза, сорго.	Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Поволжье, Центрально-Черноземный, Северо-Кавказский, Уральский, Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский, Дальний Восток.
F. subglutinans	Кукуруза, сорго, пшеница.	Северо-Кавказский.
F. tricinctum	Пшеница, рожь, ячмень, кукуруза.	Северо-Западный, Центральный, Волго-Вятский, Поволжье, Центрально-Черноземный, Северо-Кавказский, Дальний Восток.
F. verticillioides	Кукуруза, сорго, рис, пшеница, ячмень, овес.	Волго-Вятский, Нижневолжский, Северо-Кавказский, Центрально-Черноземный, Западно-Сибирский, Восточно-Сибирский, Дальний Восток.

**F. dimerum и F. merismoides выделялись преимущественно из ризосферы и стеблей растений и значительно реже из семян.*

Характеристика морфолого-культуральных признаков грибов рода *Fusarium*

В описании морфолого-культуральных признаков грибов рода *Fusarium* учтены, обобщены и систематизированы основные диагностические характеристики, изложенные в монографиях, определителях и статьях А.И.Райлло (1935. 1950), В.И.Билай (1955, 1977); А.З.Иоффе (Ioffe, 1960, 1967, 1974); М.А.Литвинова (1967), Е.Зеемюллера (Seemüller, 1968) для видов секции *Sporotrichiella*; К.Буса (Booth, 1971, 1977); Х.Ниренберг (Nirenberg, 1981, 1995, 1998); В.Герлаха и Х.Ниренберг (Gerlach & Nirenberg, 1982); П.Е.Нельсона с соавторами (Nelson et al., 1983) и собственные экспериментальные данные.

Описание конидиеносцев у видов грибов рода *Fusarium* приведено согласно Х.Ниренберг (1981), В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982) и К.Бусу (1971, 1977).

Размеры конидий указаны согласно В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982), при выращивании грибов на КДА и К.Бусу (1971), при выращивании грибов на КСА. Если вид вариабильный, то помимо средних значений размеров конидий, приводится диапазон варьирования.

Грибы рода *Fusarim*, за исключением некоторых видов, хорошо и быстро растут на агаровых средах. Вместе с тем, в начальный период наблюдаются некоторые различия в их росте. Эти различия послужили основой для разделения их на 4 группы: медленно растущие на агаровых средах культуры, относительно быстрорастущие, быстрорастущие и весьма быстрорастущие. К медленно растущим культурам мы отнесли виды, прирост колоний которых в сутки составлял 0.2-0.5 см; к относительно быстрорастущим - 0.6-0.9 см, к быстрорастущим - 1-1.3 см, к весьма быстрорастущим - 1.4-1.7 см.

При характеристике видов приводится средний диаметр колоний на 5 сутки инкубирования при 25^0С на КСА. В некоторых случаях, если вид вариабильный и выходит за рамки условно очерченных границ, то приводится диапазон варьирования признака.

Описание цвета культуры приводится в соответствии со “Шкалой цветов” А.С.Бондарцева (1953, 1954). Некоторые цвета, отсутствующие в этих изданиях, и их цветовая композиция, для лучшего понимания цвета, приведены по стандарту цветов Р.Риджвей (Ridgway, 1912).

Несмотря на многообразие цветовой гаммы, которой отличаются виды рода *Fusarium*, появление того или иного цвета, сочетаний цветов в культурах грибов этого рода можно объяснить, рассмотрев предварительно цветовые переходы, которые наблюдаются в природе.

Цветовая композиция в стандарте цветов Р.Риджвея построена на основе шести цветов: красного, оранжевого, желтого, зеленого, синего, фиолетового. В видимой части солнечного спектра эти шесть цветов характеризуются различными интервалами длин волн. Ниже приведены области длин волн, отвечающие спектральным цветам, согласно К.Кухлингу (1982):

Фиолет. - Син. - Зел. - Желт. - Оранж. - Красн.:
435 - 495 - 570 - 590 - 630 - 770 нм.

Результатом смешения фиолетового и красного цветов (крайних цветов видимой части спектра) является группа пурпуровых цветов.

Если соединить цветовой ряд из шести цветов в замкнутую кривую, то можно получить определенный круг, смену цветов в котором, в соответствии с их длинами волн, можно представить в следующей последовательности: круг начинается с желтого цвета (согласно Г.Фрилингу и К.Ауэру (1973), который является самым светлым среди теплых цветов: желтого, оранжевого, красного, т.е. имеющих большую длину волны. Желтый цвет, сгущаясь, переходит в оранжевый, за которым следует яркокрасный. Последний, сгущаясь, т.е. затемняясь, постепенно становится невидимым (инфракрасные лучи) и сменяется холодными цветами, имеющими меньшую длину волны, начиная с фиолетового цвета. За фиолетовым цветом следует синий, постепенно переходящий в зеленый цвет (согласно Р.Риджвею (1912), синий и сине-зеленый цвета являются наиболее холодными). Увеличение длины волны зеленого цвета делает его более светлым и теплым; приближаясь к желтому он становится зеленовато-желтым, таким же светлым, как и желтый цвет и переходит в него. Желтый цвет начинает и завершает цветовой круг.

Постепенные переходы и смешение крайних значений длин волн близко расположенных цветов приводит к возникновению всевозможнейших сочетаний и оттенков (например, желто-оранжевый или оранжево-желтый, которые характеризуются большим или меньшим насыщением тем или иным цветом и т.д.), а смеше-

ние красного и фиолетового цвета, как было сказано выше, приводит к возникновению группы пурпуровых цветов, которая характеризуется большим или меньшим насыщением композиции красным или фиолетовым цветом.

Чем больше выражен цветовой тон, тем цвет более насыщеный. Полностью насыщенными являются лишь цвета, соответствующие по интенсивности спектральному цвету, все остальные цвета содержат в своем составе примесь белого или черного цветов. Например, сочетание 55% красного цвета + 45% белого цвета (мы рассматриваем, условно, как "осветление") приводит к розовому цвету, а сочетание 55% красного цвета + 45% черного цвета (условно - "затемнение" красного) приводит к карминовому цвету. У некоторых цветов тон цвета меняется также от примеси нейтрального серого. Например, цветовая композиция винного цвета включает 77.5% красного и 22.5% белого цветов, но сам красный цвет содержит 58% нейтрального серого (по Р.Риджвею, 1912), который также влияет на тон цвета, делая его более "приглушенным".

Рассмотрим цветовые переходы, которые наблюдаются в природе, например у растений при созревании их плодов.

Все фрукты, созревая, меняют цвета: зеленый (плод) -> желтый -> оранжевый -> красный -> фиолетовый -> синий -> черный. Одни фрукты "проходят" через весь цветовой ряд; такие как лимоны, остаются желтыми, у других созревание заканчивается на оранжевом или красном цвете и т.д.

Развитие грибов рода *Fusarium* начинается с белого цвета (белый мицелий) и схематично переходы цветов, наблюдаемые в природе, для грибов этого рода можно представить следующим образом:

белый цвет -> желтый -> желто-оранжевый -> оранжевый->оранжево-красный->красный->пурпуровый->фиолетовый -> синий -> синевато-зеленоватый.

Цветовая композиция каждого вида построена на сочетании определенных цветов этого ряда, разделенного нами, условно, на зоны: желтая, желто-оранжевая; оранжево-красная; красная; пурпурно-фиолетовая; синяя, сине-зеленая. Безусловно, цвет определяется тем или иным пигментом или пигментами, характерными для определенного вида, речь же идет о тех цветах, в которые окрашивается питательная среда и, в частности, реверс культуры (некоторые цвета условно обозначенных зон, для лучшего понимания их состава, приведены ниже).

Знание того в какой зоне развивается и "созревает", т.е. образует макроконидии и спородохии, тот или иной вид (и, соответственно, в какие цвета может или не может быть окрашена питательная среда) может помочь, на наш взгляд, в дальнейшем определении видовой принадлежности того или иного гриба, т.к. часто понимание того или иного цвета носит субъективный характер.

Рассмотрим в этом плане такие виды, как *F. merismoides* и *F. dimerum.* У этих видов цикл развития заканчивается на оранжевом цвете. Цвет реверса у этих культур вначале белый, кремовый, затем меняется в зависимости от обилия и быстроты образования конидиальных (оранжевых) масс. Виды *F. merismoides* и *F. dimerum* - медленно растут, быстро образуют пионнотые слои светлооранжевого или оранжевого цвета, т.е. быстро "созревают" и реверс быстро насыщается оранжевым цветом до насыщенного абрикосового у *F. dimerum* и оранжевого у *F. merismoides*.

Красные, фиолетовые, синие, зеленые цвета в реверсе культур видов *F. merismoides* и *F. dimerum* отсутствуют.

Светлые цвета желтой, желто-оранжевой зоны и, появляющиеся довольно быстро на этом фоне, оранжевые спородохии характерны для вида *F. heterosporum*. Цвет реверса у этого вида также меняется в зависимости от образования и зрелости спородохиев: от беловатого в начале роста, желтоватого, светлооранжево-розового до охряно-желтого, рыжеватого, янтарного. Этот вид "созревает", т.е. образует макроконидии, в желто-оранжевой зоне. Красные, фиолетовые, синие, зеленые цвета в реверсе культур этого вида отсутствуют, вместе с тем, К.Бус (1977), отмечал возможность появления красноватого оттенка в некоторых культурах с возрастом и они могут становиться коричневато-красными (Gerlach & Nirenberg, 1982). Вероятно, это можно объяснить тем, что в старых культурах при сильном сгущении оранжевого цвета спородохиев, возможно некоторое смещение в красную зону и поэтому на фоне коричневого цвета, типичного для старой культуры, появляется красноватый оттенок.

Цветовой ряд таких видов, как *F. equiseti* и *F. semitectum*, ограничен желтой, желто-оранжевой зоной. Их цветовая композиция построена на сочетании желтого и оранжевого цветов (охряные, рыжеватые, с возрастом коричневатые и т.д). Эти грибы начинают спороношение в желто-оранжевой зоне и в ней же заканчивают развитие, приобретая с возрастом более темные цвета этого ряда. Красные, фиолетовые, синие, зеленые цвета в реверсе культур этих видов отсутствуют.

Красный цвет (затемненный или осветленный) присутствует в реверсе культур следующих видов: *F. avenaceum, F. acuminatum, F. culmorum, F. graminearum, F. sambucinum* (некоторые культуры), *F. poae* (большая часть культур), *F. sporotrichioides, F. tricinctum*. При этом, у видов секции *Sporotrichiella* он смещается дальше красной зоны (при сильном сгущении, т.е. затенемнии красного цвета до появления оттенков пурпурового и, даже, фиолетового цвета). У других видов вначале осветвленный красный цвет становится более темным или же приобретает на фоне красного цвета желто-коричневые оттенки.

Для культур видов *F. avenaceum* и *F. graminearum* характерны цвета оранжево-красной и красной зон до карминового цвета у *F. avenaceum* и до малинового, темновинно-красного у *F. graminearum*. С возрастом в реверсе некоторых культур возможно появление коричневатых оттенков, обычно в сочетании с красным цветом у *F.avenaceum* и коричневатого оттенка в винно-красном цвете у *F. graminearum*. Фиолетовые, синие, зеленые цвета в реверсе культур этих видов отсутствуют.

Для культур вида *F. acuminatum* характерны карминовые цвета реверса. К.Бус (1971, 1977) отмечал, что типичный цвет, характеризующий этот вид, интенсивный карминовый, но культуры этого вида могут быть и шафрановыми и гнедыми (светлый и темный цвета оранжево-красного ряда). Нами эти цвета в свежевыделенных культурах не отмечены. Фиолетовые, синие, зеленые цвета в реверсе культур этого вида отсутствуют.

Для культур вида *F. culmorum* характерно быстрое появление желтого цвета в мицелии, а за ним и красного цвета в реверсе. Красный цвет сгущаясь, затемняясь, может становиться темнокрасным или в сочетании с желтым цветом приобретать красно-коричневые оттенки. Быстрое образование макроконидий, спородохиев или пионнотов, характерное для вида, ведет к быстрому "созреванию" культуры и как бы к ее "старению", т.е. появлению коричневых оттенков в реверсе. Фиолетовые, синие, зеленые цвета в реверсе культур этого вида отсутствуют.

Для культур вида *F. sambucinum* характерны цвета желтой, желто-оранжевой и красной зон (от розового до красного, часто с коричневыми точками, как свиде-

тельство "старения" культуры). Этот гриб образует спородохии, т.е. "созревает" в любой из трех зон. Фиолетовые, синие, зеленые цвета в реверсе культур *F. sambucinum* отсутствуют. Вместе с тем, на нейтральных и слабо щелочных средах может появляться синеватый оттенок (Booth, 1971).

Виды секции *Sporotrichiella*, объединяющим признаком которых является форма микроконидий и присутствие красного пигмента у большинства культур, развиваются по-разному. Некоторые изоляты *F. poae* остаются белыми (по-крайней мере длительное время) или приобретают кремовые (иногда желтоватые), телесно-розовые до лососевого цвета оттенки или от слабокрасных становятся карминово-красными, винно-красными, иногда со слабофиолетовым оттенком. *F. tricinctum*, относительно медленно растущий вид, развивается только в одной зоне - затемненного красного цвета (от карминового, винно-красного до темнокрасного или пурпурового). *F. sporotrichioides* от беловато-розового, постепенно набирая красный цвет, становится карминовым или винно-красным, иногда пурпуровым, но раннее появление желтого цвета в мицелии способствует тому, что некоторые культуры приобретают буровато-красные оттенки.

Развитие видов секции *Liseola* (*F. verticillioides, F. proliferatum, F, subglutinans*) и *F. oxysporum* очень напоминает созревание плодов сливы, в цикле развития которой участвуют практически все цвета цветового ряда: сначала зеленые (чистый цвет в культурах рассматриваемых грибов отсутстует) сливы светлеют, слегка желтеют или розовеют, а затем приобретают винные, пурпуровые (от винно-пурпурового с большей насыщенностью красного цвета до пурпурового, пурпурно-фиолетового), становятся лиловыми, фиолетовыми до темнофиолетового. Дальнейшее насыщение культуры фиолетом приводит к смещению в синюю зону. Практически все приведенные оттенки пурпурно-фиолетового ряда (приведенные ниже) мы наблюдали у грибов этих видов, хотя между ними существуют определенные отличия. Так, культуры *F. proliferatum* и *F. oxysporum* чаще окрашивали реверс в фиолетовый (и его оттенки) и меньше в винные цвета. У них часто встречались неокрашенные в фиолет культуры (по-крайней мере в начале роста). Большинство культур *F. subglutinans* чаще окрашивало субстрат в винно-пурпуровые и пурпуровые цвета, а культуры вида *F. verticillioides* окрашивали субстрат в винно-пурпуровые, пурпуровые и фиолетовые цвета. У всех видов наблюдалось появление темнофиолетового цвета, а в дальнейшем (у некоторых изолятов) и синеватого оттенка или синеватых участков.

Появление у изолятов одного вида кремовых оттенков, а у других изолятов этого же вида - фиолетовых (т.е. разные зоны), обусловлено, надо полагать, различиями генетического контроля признака в цикле развития. Генетический контроль фиолета в культурах рассматриваемых выше видов проявляется более стабильно; он проявляется даже при клонировании культур без фиолета или же все его оттенки отмечаются в старых культурах.

Чистый красный цвет в культурах этих видов отсутствует.

У *F. solani* реверс чаще окрашивается в цвета желтой, желто-оранжевой зон, но также встречаются культуры, приобретающие цвета синей, сине-зеленой зон (близко расположенные зоны цветового круга: желтая - начало, а сине-зеленая - его завершение). Поскольку синий цвет по своему спектру находится близко к фиолетовому, то, вероятно, переход в синюю зону включает элементы фиолетовой зоны. У А.И.Райлло (1950), виды *F. solani* характеризуются темносеровато-лиловой окраской зерен риса, что может свидетельствовать о "захвате" и фиоле-

товой зоны у этого гриба. Чистый красный цвет в культурах этого вида отсутствует.

Таблица 5. Основные цвета в реверсе культур и их цветовая композиция

Цвета	"Осветление"	"Затемнение"
	Цвета желто-оранжевой зоны	
Кремовый: 55% цвета (47% оранжевого+53% желтого) +45% белого цвета **Изабелловый**		**Песочный, бежевый** **Желтовато-бурый**
Охряный: 73.5% оранжевого цвета+26.5% желтого	**Охряно-желтый** (охряный +9.5% белого цвета)	
***Охряно-лососевый:** 90.5% цвета (91% оранжевого+9% желтого) +9.5% белого цвета	***Светлоохряно-лососевый:** 77.5% цвета (91% оранжевого+9% желтого) +22.5% белого цвета	
Рыжеватый		***Рыжевато-коричневый:** 55% цвета (91% оранжевого+9% желтого) +45% черного **Желто-бурый** ***Янтарно-коричневый:** 29.5% цвета (91% оранжевого+9% желтого) +70.5% черного
Ореховый: 90.5% цвета **(65% оранжевого+35% желтого) +9.5% белого цвета**		
Отсутствие желтогого цвета: ***Светлолососево-оранжевый:** 77.5% оранжевого цвета+22.5% белого цвета **Оранжево-розовый:** 55% оранжевого цвета+45% белого цвета		
Цвета оранжево-красной зоны		
Телесный: 55% цвета (40% красного+60% оранжевого) + 45% белого цвета **Телесно-розовый:** 55% цвета (60% красного+40% оранжевого) + 45% белого цвета **Лососевый:** 77.5% цвета (20% красного+80% оранжевого) + 22.5% белого цвета; ***Кораллово-розовый:** 77.5% цвета (60% красного+40% оранжевого) + 22.5% белого цвета ***Светлокораллово-**		**Гнедой:** 12.5% цвета (40% красного+60% оранжевого) +87.5% черного цвета

красный: 90.5% цвета (60% красного+40% оранжевого) + 9.5% белого цвета		
Цвета красной зоны		
Красный **Винно-красный**	**Розовый:** 55% красного +45% белого цвета **Кораллово-красный:** 90.5% красного +9.5% белого цвета **Красноватый**	**Карминовый:** 55% красного цвета+45% черного цвета **Малиновый:** 41% красного цвета+59% черного цвета **Темнокровяно-красный** 29.5% красного цвета+70.5% черного цвета **Темнокрасный** **Темновиннокрасный**
Цвета пурпурно-фиолетовой зоны		
Фиолетовый (и его оттенки: розовато-фиолетовый, серовато-фиолетовый, грязнобуро-фиолетовый, грязно-фиолетовый)	**Светлофиолетовый:** 90.5% фиолетового цвета+9.5% белого цвета	**Темнофиолетовый:** 29.5% фиолетового цвета+70.5% черного цвета
***Лиловый** 77.5% цвета (33% красного+67% фиолетового) + 22.5% белого цвета	**Розовато-лиловый** 55% цвета (33% красного+67% фиолетового) + 45% белого цвета	
Пурпуровый (= пурпурный): 33% красного цвета+ 67% фиолетового	**Пурпурно-лиловый:** 77.5% цвета (33% красного+67% фиолетового) + 22.5% белого цвета	
Пурпурно-фиолетовый: 18% красного цвета+82% фиолетового		
***Винно-лиловый**: 90.5% цвета (74% красного+26% фиолетового) + 9.5% белого цвета	*** Винно-серый:** 55% цвета (74% красного+26% фиолетового) + 45% белого	
***Винно-пурпуровый**: 55% цвета (52% красного+48% фиолетового) + 45% черного цвета		**Темнопурпуровый**: 29.5% цвета (52% красного+48% фиолетового) + 70.5% черного цвета

Примечание: 1. Графы с условным обозначением "Осветвление" или 'Затемнение" приводятся с тем, чтобы подчеркнуть визуальную оценку более светлого или более темного тона.

2. В таблице не приведены цвета желтой и синей, сине-зеленой зон, т.к в первом случае к таковым относятся лишь желтоватые оттенки, а во втором - синеватые или синевато-зеленоватые, иногда синевато-коричневатые оттенки.

3. Мы приводим некоторые разъяснения, изложенные во вступительной части "Шкалы цветов" А.С.Бондарцева (1954), представленной, как "Пояснение к пользованию "Шкалой цветов", о приводимых оттенках и, по словам автора, не всегда понятных названий цветов, употребляемых при описании культуральных признаков, с целью устранения возможных затруднений в описании того или иного цвета (в авторской редакции).

В оттенках цветов доминирующим тоном считается второй, т.е. тот, который стоит во второй части названия, например: в буро-желтом больше желтого оттенка, чем в желто-буром и т.д.

Абрикосовый - цвет кожицы плодов абрикоса (основной фон).

Бурый - грязно-коричневый.

Винный - цвет разбавленного красного вина (кагора).

Изабелловый - цвет необработанной кожи; некоторые понимают его как бежевый (песочный) с небольшой примесью грязновато-розового.

Каштановый - цвет оболочки съедобного каштана.

Коричневый - цвет толченной корицы.

Лиловый - цвет персидской сирени.

Медовый - окраска цветочного меда.

Ореховый - цвет, более или менее напоминающий окраску скорлупы лесного ореха.

Рыжий - менее оранжевый, чем мех лисицы на спинке.

Фиолетовый - цвет душистой фиалки.

4. При описании культуральных признаков мы приводим, указанный в "Шкале цветов", лососево-колерный цвет, цвет мяса лососины, сомон, как лососевый - наиболее употребляемое в литературе, при описании видов, название цвета.

Название цветов, отсутствующие в шкалах А.С.Бондарцева, обозначены звездочкой (*). Цветовая композиция некоторых цветов не приводится из-за отсутствия таковых в стандарте цветов Р.Риджвея.

5. В шкалах цветов А.С.Бондарцева латинские названия Vinosus, Vinaceus трактуются как Винно-красный цвет, в русско-латинском словаре М.Э.Кирпичникова и Н.И.Забинковой (1977) - Vinosus переводится как Винный, а Винно-красный цвет имеет латинское название Vinicolor. В стандарте цветов Р.Риджвея (Ridgway, 1912) цвет с латинским названием Vinaceous (у А.С.Бондарцева - Vinaceus), входит во многие цветовые композиции, визуально близок к густому розовому цвету со слегка сероватым оттенком, а темный Vinaceous визуально близок к малиновому цвету по шкале А.С.Бондарцева со слегка коричневатым оттенком (в нашем понимании). На наш взгляд, речь идет о винном цвете, который может иметь различные оттенки (красные, лиловые и т.д.). Так как описание пигментации культур приводится в соответствии со шкалами А.С.Бондарцева, в которых другие сочетания этого цвета отсутствуют, то цвет с латинским названием Vinosus, Vinaceus приводится нами как Винно-красный (чтобы подчеркнуть оттенок красного цвета в цветовой композиции); в группе пурпурового ряда, цвета которого включают цвет с латинским названием Vinaceous и приводятся нами по стандарту цветов Р.Риджвея, мы приводим этот цвет как винный (т.е. винно-серый, винно-лиловый и т.д.).

Разное трактование названия цвета относится также и к Карминовому цвету: Карминовый (= карминный) цвет в шкале цветов А.С.Бондарцева (1954) имеет латинское название Carminatus, в стандарте цветов Р.Риджвей - Carmine. В русско-латинском словаре М.Э.Кирпичникова и Н.И.Забинковой (1977) Carmineus переводится как карминно-красный цвет, а карминовый цвет отсутствует. Мы приводим карминовый цвет по Р.Риджвею, который имеет латинское название Cartmin, но в некоторых случаях, чтобы подчеркнуть большую насыщенность красным цветом, которое имеет место в шкале А.С.Бондарцева (1954), как карминово-красный.

Синоптический ключ - для групп видов, объединенных по характерным морфолого - культуральным признакам, с указанием отличительных особенностей видов в каждой из этих условных групп.

А. Обильное и обычно быстрое образование типичных микронидий, собранных в цепочки или ложные головки - 1, 2

1. Цепочки микроконидий имеются. Микроконидии булавовидные (преобладают)

1.1. Конидиогенные клетки первичных конидиеносцев с одним локусом - *F. verticillioides*

1.2. Конидиогенные клетки первичных конидиеносцев с 2 и более локусами - *F. proliferatum*

2. Цепочки микроконидий не образуются

2.1. Микроконидии овальные, эллипсоидальные, цилиндрические, веретеновидные, прямые или слегка изогнутые

а) Конидиогенные клетки первичных конидиеносцев с одним локусом, хламидоспоры образуются - *F. oxysporum, F. solani*

б) Конидиогенные клетки первичных конидиеносцев с двумя и более локусами, хламидоспоры отсутствуют - *F. subglutinans*

2.2. Микроконидии округлые, реповидные, грушевидные, лимоновидные, или

совместно с веретеновидными, цилиндрическими (прямыми или слегка изогнутыми) - *F. poae, F. sporotrichioides, F. tricinctum*

Б. Типичные микроконидии отсутствуют, образуются только макроконидии 3, 4, 5

3. Культуры медленно растущие, воздушный мицелий слабо развит или отсутствует - *F. dimerum , F. merismoides*

4,5. Культуры быстро и относительно быстрорастущие, с развитым воздушным мицелием

4.1. Конидии параболические, гиперболические, с вытянутой и суженной апикальной клеткой (иногда сильно) - *F. equiseti, F. acuminatum*

4.2. Конидии эллиптически изогнутые, дорсивентральные (слабо или сильно), вентрально изогнуты или вентрально почти прямые

4.2.1. Апикальная клетка короткая, суженная или только сжатая - *F. culmorum, F. sambucinum*

4.2.2. Апикальная клетка удлиненная, постепенно и равномерно суженная - *F. graminearum, F. heterosporum*

5. В воздушном мицелии образуются веретеновидные до ланцетовидных конидии с 1-3 (5) перегородками.

а) Веретеновидные конидии образуются в начальный период роста на конидиогенных клетках с 1 (редко с 2) конидиогенным локусом. Характеризующие вид конидии - длинные, тонкие, эллиптически изогнутые, с вытянутой, суженной апикальной клеткой - *F. avenaceum.*

б) Конидиогенные клетки с двумя и более локусами. Веретеновидные, ланцетовидные конидии характеризуют вид - *F. semitectum*

Группа А. Обильное и обычно быстрое образование типичных микронидий, собранных в цепочки или ложные головки

1. Цепочки микроконидий имеются. Хламидоспоры отсутствуют. Микроконидии булавовидные или совместно с грушевидными. Макроконидии, если образуются, почти прямые или эллиптически изогнутые, с 3-5 перегородками, с ножкой в основании, апикальная клетка вытянутая, сжатая и слегка согнутая.

Культуры быстрорастущие

а) конидиогенные клетки - монофиалиды; у первичных конидиеносцев - длинные, тонкие, почти шиловидные; микроконидии - булавовидные. Макроконидии - не обильные, в некоторых культурах образуются редко.

Реверс - винно- пурпуровый до темнопурпурового, фиолетовый (разные оттенки) до пурпурно-фиолетового; лиловый до пурпурно-лилового, может быть охряно-лососевым, кремовым - *F. verticillioides*

б) конидиогенные клетки - монофиалиды, полифиалиды, пролиферирующие; микроконидии - булавовидные и грушевидные (реже). Макроконидии образуются обильно.

Реверс - охряно-лососевый или охряно-желтый; фиолетовый (разные оттенки) до темнофиолетового; может быть винно-лиловым - *F. proliferatum*

2. Цепочки микроконидий не образуются.

2.1. Микроконидии - овальные, эллипсоидальные, цилиндрические, прямые или слегка серповидно-изогнутые, веретеновидные, аллантоидные, одноклеточные или с 1-3 перегородками

2.1.1. Конидиогенные клетки - монофиалиды.

Хламидоспоры - обильные, одиночные, в парах, реже в коротких цепочках. Культуры быстро и относительно быстрорастущие

а) Микроконидии овальные, эллипсоидальные, цилиндрические, прямые до слегка изогнутых, одноклеточные, образуются на коротких латеральных фиалидах или коротких слабо разветвленных конидиеносцах. Макроконидии слабо изогнутые или почти прямые, тонкостенные, с постепенно суженной (не нитевидной), неудлиненной, иногда загнутой (слегка крючковатой) апикальной клеткой, с ножкой, с 3 (4-5) перегородками, обильные или редкие.

Реверс - беловатый, светлобежевый до охряно-желтого, лососевый или фиолетовый (разные оттенки) до темнофиолетового, иногда с синеватым оттенком; может окрашиваться в винно-серые или пурпуровые оттенки - *F. oxysporum*

б) Микроконидии овальные, эллипсоидальные до почти цилиндрических, относительно широкие, одноклеточные или с 1 перегородкой, образуются на длинных, тонких фиалидах и длинных слабо разветвленных конидиеносцах. Быстрое образование макроконидий (типично с 3 перегородками, относительно широкие, с утолщенными стенками, эллиптически изогнутые или почти прямые, с короткой, слегка суженной и тупой апикальной клеткой, иногда клювовидной, с закругленным основанием, с сосочком или с ножкой).

Реверс - желтоватый, кремовый, желтовато-кремовый, охряно-желтый, изабелловый, или серовато-синеватый, синевато-зеленоватый, синевато-коричневый - *F. solani*

2.1.2. Конидиогенные клетки - моно - и полифиалиды, пролиферирующие. Хламидоспоры отсутствуют.

Микроконидии овально-эллипсоидальные, веретеновидные, аллантоидные, одноклеточные или с 1-3 перегородками, образуются на латеральных фиалидах и на разветвленных конидиеносцах. Макроконидии образуются быстро и обильно (почти прямые или слабоизогнутые, со сжатой апикальной клеткой, часто крючковатой, с ножкой, с 3-5 перегородками).

Реверс - винно-пурпуровый до темнопурпурового, пурпурно-фиолетового; фиолетовый (разные оттенки) до темнофиолетового; или темнотелесный - *F. subglutinans*

2.2. Микроконидии - округлые, реповидные, грушевидные, лимоновидные, или совместно с веретеновидными, цилиндрическими (прямыми или слабо изогнутыми). Для большинства культур характерно присутствие различных оттенков красного цвета.

а) Микроконидии - реповидные, круглые, реже грушевидные. Макроконидии - редкие (прямые или слабо изогнутые, довольно широкие по всей длине, часто с вакуолями, в основном с 3 перегородками). Конидиогенные клетки - бочонковидные, утолщенные ампулообразные монофиалиды. Типичные хламидоспоры отсутствуют.

Культуры весьма быстрорастущие. Реверс - бело-кремовый, телесно-розовый до лососевого, слабокрасный до карминово-красного, винно-красного. В свежих изолятах присутствует характерный фруктовый запах - *F. poae*

б) Микроконидии двух типов: 1. - грушевидные, реповидные, реже округлые и 2 - веретеновидные или слабо изогнутые, одноклеточные или с 1 перегородкой (иногда с 2-3 перегородками). Конидиогенные клетки- моно - и полибластические и фиалиды. Быстрое и обильное формирование макроконидий (слабо изогнутые, шире в верхней трети, со сравнительно короткой и загнутой апикальной клеткой, без четкой ножки). Хламидоспоры образуются.

Культуры весьма быстрорастущие Реверс - беловато-розовый вначале, позже

слабокрасный до карминового, винно-красного, буровато-красного - *F. sporotrichioides*

в) Микроконидии двух типов: 1 - лимоновидные, грушевидные и 2 - цилиндрические (серповидно-изогнутые или прямые), одноклеточные, реже с одной перегородкой; образуются на удлиненных, тонких монофиалидах. Макроконидии - тонкие, серповидной формы, с суженными и одинаково удлиненными конечными клетками. Хламидоспоры образуются редко.

Культуры относительно медленнорастущие. Реверс - всегда интенсивно окрашен: от карминового до темнокрасного, темновинно-красного, пурпурового - *F. tricinctum*

Группа Б. Типичные микроконидии отсутствуют. Образуются только макроконидии. Медленно и быстрорастущие культуры.

3. Медленно растущие культуры. Воздушный мицелий слабо развит или отсутствует. В культуре образуются скользкие пионнотные слои. Спороношение быстрое, обильное. Хламидоспоры образуются.

3.1. Конидии мелкие, в форме полумесяца с заостренными кончиками, одноклеточные или с 1 перегородкой.

Реверс - светлооранжево-розовый, оранжево-бежевый до насыщенного абрикосового - *F. dimerum*

3.2. Конидии цилиндрически-серповидные до веретеновидных, прямые или эллиптически изогнутые, со слегка суженной и закругленной на кончике апикальной клеткой (иногда крючковатой), в основном, с 3 перегородками, сравнительно тонкие.

Реверс - кремовый, оранжево-розовый, оранжевый - *F. merismoides*

4. Культуры быстро и относительно быстрорастущие, обычно с развитым воздушным мицелием. Конидиогенные клетки - монофиалиды. Конидии с 3-5 (6) перегородками. Хламидоспоры образуются.

4.1. Конидии параболические, гиперболические, с вытянутой и суженной апикальной клеткой, ножка хорошо выражена. В воздушном мицелии могут присутствовать недоразвитые 0-1 (2) клеточные конидии. Культуры быстро и относительно быстрорастущие.

а) Конидии параболически или гиперболически изогнутые, типично с выраженной дорсивентральной изогнутостью, с удлиненной прямой или загнутой (иногда кнутообразной) апикальной клеткой, с 3-5 перегородками. Быстрое и обильное образование хламидоспор.

Реверс вначале светлый (светлобежевый, светлопесочный), позже окрашен в желто-охряно-коричневые цвета, часто с коричневыми (темнобурыми пятнышками) - *F. equiseti*

б) Конидии гиперболически изогнутые (широкосерповидные), с выраженной вентральной изогнутостью, с резко и сильно суженной и удлиненной апикальной клеткой, типично с 5 перегородками.

Реверс окрашен в карминовые, карминово-красные цвета - *F. acuminatum*

4.2. Конидии эллиптически изогнутые, дорсивентральные (слабо или сильно), изогнуты вентрально или вентрально почти прямые

4.2.1. Апикальная клетка короткая, суженная или только сжатая, иногда клювовидная, с ножкой или с сосочком. Конидии с 3-5 перегородками.

а) Конидии широкие, в средней части вентрально почти прямые, изогнуты дорсивентрально (слабо или сильно).

Культуры весьма быстрорастущие. Реверс окрашен в красные, темнокрасные, красно-коричневые цвета - *F. culmorum*

б) Конидии изогнуты дорсивентрально (изгиб сильнее в верхней трети) и вентрально.

Культуры, в основном, быстрорастущие. Реверс - желтоватых, оранжевых оттенков до рыжевато-коричневого (с возрастом); или розовый, карминово-красный, красный с коричневыми точками - *F. sambucinum*

4.2.2. Апикальная клетка удлиненная, постепенно и равномерно суженная, прямая или слегка согнутая. Конидии вентрально почти прямые по всей длине и слабо изогнуты дорсивентрально

а) Конидии с ясно выраженной ножкой, преимущественно с 5 (6) перегородками.

Культуры весьма быстрорастущие. Реверс окрашен в оранжево-розовые, коралллово-красные, малиновые, винно-красные цвета - *F. graminearum*

в) Конидии с 3-5 перегородками, сравнительно небольшие, с более или менее ясно выраженной ножкой.

Культуры относительно быстрорастущие. Реверс - беловато-желтоватый, желтоватый, светлооранжево-розовый, охряно-желтый - *F. heterosporum*

5. Конидиогенные клетки - фиалиды и бластические. В воздушном мицелии на бластических конидиогенных клетках образуются веретеновидные до ланцетовидных конидии с 1-3 (5) перегородками, без ножки, иногда с сосочком.

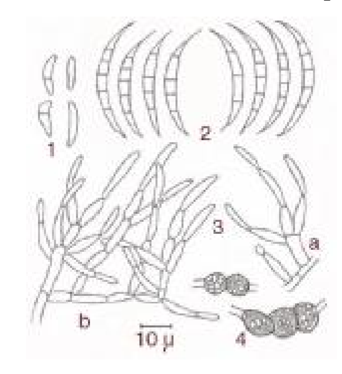
а) Бластические конидиогенные клетки с одним локусом (редко с двумя). Хламидоспоры отсутствуют. Вверетеновидные конидии образуются только в начальный период роста, в культуре представлены незначительно. Характеризующие вид макроконидии - длинные, тонкие, слабо изогнутые или почти прямые, с вытянутой, суженной апикальной клеткой, с четкой ножкой, типично с 5(7) перегородками, образуются на монофиалидах.

Культуры, в основном, относительно быстрорастущие. Реверс окрашен в светлые коралловые, оранжево-розовые или розово-красные, карминовые цвета - *F. avenaceum*

б) Конидиогенные клетки с двумя и более локусами. Хламидоспоры образуются. Веретеновидные, ланцетовидные конидии представлены в культуре обильно, придают ей "припудренность", их форма характеризует вид.

Культуры быстрорастущие. Реверс вначале светлый (беловатый, светлоохряно-лососевый, светлопесочный), со временем становящийся охряно-желтым, охряным, рыжеватым, желтовато-бурым до рыжевато-коричневого - *F. semitectum*

F. acuminatum Ellis &Everh. (1895)
Телеоморфа: *Gibberella acuminata* C.Booth (1971)



1- недоразвитые конидии в воздушном мицелии; 2- макроконидии; 3- конидиеносцы с монофиалидами (a- в воздушном мицелии, b- в спородохиях); 4- хламидоспоры

Культуры, в основном, быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем 5.5 см (диапазон от 4.5 до 5.7 см).

Воздушный мицелий обильный, густой, пушисто-хлопьевидный, обычно белый, может быть бело-розовым или частично окрашенным кармином; в центре колонии может быть светлоохряным до светлого желто-бурого (в субкультуре воздушный мицелий может быть войлочным, прижатым, а в культуральных вариантах - редким).

Реверс - типично - интенсивно карминовый, карминово-красный; с возрастом, в центре колонии может быть более темным - темнокровяно-красным или красно-коричневым; по К.Бусу (1971, 1977), культуры вида могут быть также шафрановыми или гнедыми.

Конидиеносцы возникают как одиночные латеральные фиалиды на гифах воздушного мицелия, затем формируются конидиеносцы, состоящие из слабо разветвленных веточек, поддерживающие клетки которых несут 1-4 фиалиды; в спородохиях конидиеносцы сложно дифференцированные.

Конидиогенные клетки - монофиалиды, почти цилиндрические или слегка бочонковидные, относительно тонкие, с воротничком.

Макроконидии веретеновидно-серповидные, гиперболически изогнутые (широкосерповидные), с выраженной вентральной изогнутостью, с резко и сильно суженной и удлиненной апикальной клеткой, подчеркивающей изгиб конидии, с удлиненной базальной клеткой, с ясно выраженной ножкой в основании, преимущественно с 5 (от 3 до 5) перегородками (реже с 6-7 перегородками).

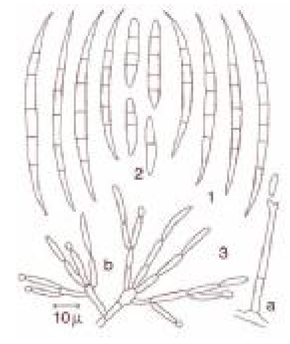
Размеры конидий: с 4-5 перегородками - 35-50×3.4-4.6 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982); с 4-6 перегородками - 33-45×3.5-4.5 μ (Booth, 1971). Макроконидии образуются в воздушном мицелии и в спородохиях оранжевого цвета (иногда могут образовываться и пионноты). Макроконидии, образующиеся в спородохиях, отличаются однотипностью и четко выраженными признаками, характеризующими вид, поэтому иденифицировать этот вид следует по спородохиальным макроконидиям. Спородохии часто формируются с возрастом или при определенных условиях культивирования, например, на среде CLA, на голодном агаре с листьями лимона.

В воздушном мицелии из простых фиалид могут образовываться 0-2 септированные (недоразвитые) конидии (в небольшом количестве в свежей культуре и более обильно в субкультуре).

Хламидоспоры интеркалярные, чаще одиночные или в парах, могут быть в цепочках, клубочках; реже - в конидиях. В некоторых культурах они образуются с возрастом и иногда для их образования необходимы дополнительные условия (см. методическую часть). Наличие хламидоспор отличает этот вид от вида *F. avenaceum,* схожего с ним по некоторым культуральным признакам (см. *F. avenaceum*). В некоторых культурах могут образовываться темносиние склероции.

В культуре относительно стабилен, но культуральные варианты могут появляться (при этом в культурах наблюдается потеря красного цвета и они могут быть янтарно-коричневыми).

F. avenaceum (Fr.) Sacc. (1886)
Телеоморфа: _Gibberella avenacea_ R.J.Cook (1967)



1- макроконидии; 2- первичные конидии в воздушном мицелии; 3- конидиеносцы (a-c бластическими конидиогенными клетками; b - с монофиалидами)

Культуры, в основном, относительно быстрорастущие (имеются различия между изолятами). Диаметр колоний в среднем 4.7 см (диапазон от 2.7 до 5.5 см).

Воздушный мицелий обильный, высокий, рыхло-пушистый или низкий, плотный, обычно белый, может быть бело-розовым, белым с примесью кармина (иногда, с возрастом, в центре колонии может слегка коричневеть).

Реверс - светлокораллово-красный или кораллово-розовый, оранжево-розовый до карминового, телесно-розовый или темнорозовый; карминовый с желтоватыми или охрянными оттенками, иногда, с возрастом, может быть буровато-красным до каштанового.

Конидиеносцы двух типов: первичные - возникающие латерально на гифах воздушного мицелия, вначале простые, затем слабо и неравномерно ветвятся; вторичные - более сложно дифференцированные.

Конидиогенные клетки первичных конидиеносцев: бластические (преимущественно монобластические, редко с 2 конидиогенными локусами) или монофиалиды; вторичных - монофиалиды, тонкие, почти цилиндрические.

Макроконидии, характеризующие вид, образуются на монофиалидах вторичных конидиеносцев. Конидии длинные, узкие, веретеновидно-серповидные, эллиптически или, реже, гиперболлически изогнутые (у вершины обычно сильнее), иногда почти прямые; обычно с почти одинаковым диаметром на протяжении всей длины; с сильно суженной нитевидной, часто элегантно изогнутой, апикальной клеткой, намного превышающей размеры средних клеток; с отчетливо выраженной ножкой в основании; типично с 5(7) перегородками.

Размеры конидий: с 5 перегородками - 48-65×3.0-4.0 μ (диапазон 31-98×2-5.5 μ) (Gerlach, Nirenberg, 1982), с 4-7 перегородками - 40-80×3.5-4.0 μ (Booth, 1971). Макроконидии образуются в воздушном мицелии на разветвленных конидиеносцах и в спородохиях.

Спородохии оранжевого цвета, образуются с возрастом (наблюдаются значительные различия между культурами в скорости образования спородохиев, иногда они образуются на 7-10 день, а иногда через несколько недель). Часто для более быстрого образования спородохиев необходимы дополнительные условия, например, использование сред CLA и SNA, голодного агара с листьми лимона.

В начальный период роста на бластических конидиогенных клетках первичных конидиеносцев образуются первичные конидии - веретеновидной формы (могут встречаться конидии яйцевидной и ланцетовидной формы), без ясно выраженной ножки, обычно с 0-3 перегородками (редко с 5), значительно варьирующие в размерах.

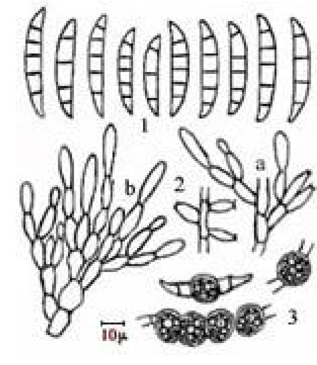
Размеры веретеновидных конидий: с 1-3 перегородками 12-44×2.2-5.0 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 8-50×3.5-4.5 μ (Booth, 1971). Представленность кони-

дий такого типа (редкие или более менее обильные) зависит от изолята. Эти конидии являются дополнительным признаком для подтверждения принадлежности изучаемых культур к виду *F. avenaceum.*

Хламидоспоры отсутствуют. В некоторых культурах образуются темносиние или синевато-черные склероции.

В культуре не стабилен. Могут появляться культуральные варианты.

F. culmorum (W. G. Sm.) Sacc. (1895)



1 - макроконидии; 2- конидиеносцы с монофиалидами (a- в воздушном мицелии; b- в спородохиях); 3- хламидоспоры

Культуры весьма быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем 8.4 см.

Воздушный мицелий обильный, хлопьевидный, плотно - или рыхлопушистый, войлочный, белый, охряный, рыжевато-коричневый, охряно-темнокрасный, красно-бурый, карминовый.

Реверс - карминовый до темнокрасного, багряного; буровато-красный до красно-бурого, красно-коричневого; в старых культурах может быть желто-бурым.

Конидиеносцы представлены латеральными фиалидами, возникающими на гифах воздушного мицелия, слаборазветвленными конидиеносцами или сгруппированы в спородохии, разветвленные. Конидиогенные клетки - монофиалиды, от обратнобулавовидных до бочонковидных или почти цилиндрические, с воротничком.

Макроконидии веретеновидно-серповидные, эллиптически изогнутые или почти прямые; изогнуты дорсивентрально (слабо или сильно), в средней части вентрально почти прямые и слабо изогнуты к конечным клеткам. Конидии имеют более широкий диаметр центральных клеток по сравнению с конидиями других видов секции *Discolor;* толстую оболочку, короткую, внезапно суженную в виде сосочка или только сжатую апикальную клетку, но иногда немного удлиненную и загнутую. Базальная клетка имеет ясно выраженную ножку или только сосочек (размеры и форма конидий могут резко различаться в зависимости от субстрата, из которого выделен гриб). Наиболее часто с 3-5 (хорошо заметными) перегородками, реже с 6-9 перегородками.

Размеры конидий: с 3 перегородками - 24-36×4.5-6.8 μ (диапазон 18-44×3.7-8.5 μ) (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 24-36×4-6.0 μ (Booth, 1971); с 5 перегородками - 32-50×4.8-7.5 μ (диапазон 23-74×4-9.9 μ) (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 34-50×5.0-7.0 μ (Booth, 1971).

Макроконидии образуются быстро и обильно: в воздушном мицелии, который из-за их обилия может выглядеть “припудренным” и в спородохиях, сконцентрированных вокруг точки инокуляции или разбросанных по поверхности колонии, часто, со временем, сливающихся. Спородохии - лососевые, светлооранжевые, желтовато-рыжие, светлокоричневые или красно-бурые.

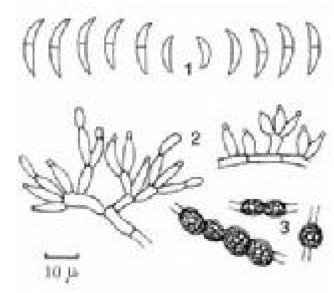
Иногда в воздушном мицелии (особенно при частых пересевах) образуются до 2 мелких септированных конидий.

Хламидоспоры интеркалярные, одиночные, в цепочках или клубочках, и в конидиях; коричневатые, иногда отсутствуют.

В культуре относительно стабилен.



F. dimerum Penz. (1882)*



1- макроконидии; 2- конидиеносцы с монофиалидами (а-в начале роста; b- в пионнотах); 3 - хламидоспоры

Культуры медленно растущие. Диаметр колоний в среднем 2.3 см.

Воздушный мицелий редкий, бороздчатый, хлопьевидный, белый или кремовато-розовый.

Реверс - светлооранжево-розовый, оранжево-бежевый до насыщенного абрикосового.

Конидиеносцы возникают на гифах воздушного мицелия как латеральные фиалиды, позже состоят из слаборазветвленных веточек с 2-3 фиалидами на поддерживающей клетке. В пионнотах или спородохиально подобных слоях конидиеносцы несут многочисленные фиалиды на поддерживающих клетках, образуя плотные аггрегации

Конидиогенные клетки - монофиалиды; от почти цилиндрической формы до обратногрушевидной или почти круглые (согласно К.Бусу (Booth, 1971) могут встречаться и полифиалиды).

Макроконидии мелкие, имеют форму полумесяца, суженные к обоим кончикам, заостренные, с едва заметной ножкой, с 0-1 (до 3) перегородками; образуются очень быстро.

Размеры конидий: одноклеточные - 7-11×2.0-2.8 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 10-17×3.0-4.0 μ (Booth, 1971); с 1 перегородкой - 12-22×2.4-3.5 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 15-25×2.5-4.0 μ (Booth, 1971). Макроконидии образуются в воздушном мицелии и в светлооранжевых пионнотах или спородохиально подобных слоях (пионнотных спородохиях, по К.Бусу, 1971). Пионноты очень быстро полностью покрывают поверхность культуры, отчего она кажется скользкой, дрожжеподобной.

Хламидоспоры интеркалярные, реже - терминальные, одиночные, в парах или в цепочках, иногда в старых конидиях, но могут быть редкими.

В культуре стабилен.

____

**Согласно Индексу Грибов название вида - Microdochium dimerum (Penz.) Arx (1984).*

F. equiseti (Corda) Sacc. (1886)
Телеоморфа: *Gibberella intricans* Wollenw. (1931)*

Культуры, в основном, быстрорастущие (имеются различия между изолятами). Диаметр колоний в среднем 6.4 см (от 4.9 до 7.2 см).

Воздушный мицелий обычно хорошо развит, плотно - или рыхлопушистый, хлопьевидный, иногда войлочный, вначале белый, позже - песочный (от светлого до темного), изабелловый, охряный, желтовато-бурый, ореховый.

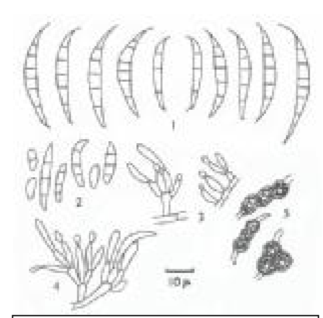
Реверс - вначале светлый (светлобежевый, светлопесочный), постепенно темнеющий, становясь изабелловым, охряно-желтым, ореховым, рыжеватым, желтовато-бурым до янтарно-коричневого; часто с коричневыми (темнобурыми) пятнышками.

Конидиеносцы возникают на гифах воздушного мицелия как латеральные фиалиды.

____

**Год описания телеоморфы по К.Бусу (1971) и В.Герлаху и Х.Ниренберг (1983); согласно Индексу Грибов год описания телеоморфы - 1930.*





1- макроконидии; 2- недоразвитые конидии в воздушном мицелии; 3- конидиеносцы с монофиалидами; 4- хламидоспоры

Приблизительно через 14 дней (Booth, 1971) образуются компактные, пеницилловидные конидиеносцы, которые вначале состоят из одной поддерживающей клетки с 2-4 фиалидами на апексе, затем разветвленные, с 2-4 веточками, каждая из них имеет несколько фиалид на их конечных (поддерживающих) клетках. В спородохиях конидиеносцы сложно разветвленные, несут 1-3 и более фиалид на их конечных клетках.

Конидиогенные клетки - короткие, компактные монофиалиды, обратнобулавовидные до бочонковидных.

Макроконидии веретеновидно-серповидные, параболически или гиперболически изогнутые, к обоим концам постепенно утончающиеся, с более выпуклой дорсивентральной стороной (иногда наблюдается коленчатая изогнутость), в основном, с вытянутой (иногда сильно, кнутообразно) апикальной клеткой, которая подчеркивает изгиб конидии; иногда эллиптически изогнутые, с постепенно и равномерно суженной верхней клеткой, прямой или слегка загнутой.

Конидии отчетливо септированные, с довольно толстыми стенками. Базальная клетка имеет отчетливую, хорошо выраженную, типичную для этого вида, ножку. Крайние клетки конидий при старении могут лизироваться.

Количество перегородок, в зависимости от изолята, колеблется от 3 до 5 (иногда до 7). Макроконидии значительно варьируют по форме и размерам в зависимости от изолята.

Размеры конидий: с 3 перегородками - 15-35×2,8-5.0 μ (диапазон 10-55.0×2.3-6.5 μ) (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 22-45×3.5-5.0 μ (Booth, 1971); с 4-5 перегородками - 25-65×3.0-5.5 μ (диапазон 20-87×2.8-6.0 μ) (Gerlach, Nirenberg, 1982) и с 5 перегородками - 40-58×3.7-5.0 μ (Booth, 1971). Макроконидии образуются в воздушном мицелии, в спородохиях и пионнотах. Спородохии или пионноты светлоохряно-лососевые, желто-охряные, рыжеватые, при старении коричневеющие.

В воздушном мицелии могут образовываться овальные, булавовидные или в форме запятой, 0-1 септированные недоразвитые конидии. Вид очень вариабельный, типичные для вида конидии часто образуются с возрастом культуры, когда появляются разветвленные конидиеносцы, до этого времени спороношение обычно редкое, могут образовываться (также недоразвитые) конидии разнообразной формы (ланцетовидные, почти веретеновидные или изогнутые в верхней части, но меньших размеров и без выраженной ножки), с 1-3 перегородками. Идентификация по таким конидиям может приводить к ошибкам. Кроме того, спородохии и пионноты образуются не во всех культурах при инкубировании на среде КСА. Поэтому, при отсутствии типичного спороношения необходим дополнительный посев на среды CLA, SNA, на голодный агар с листьями лимона.

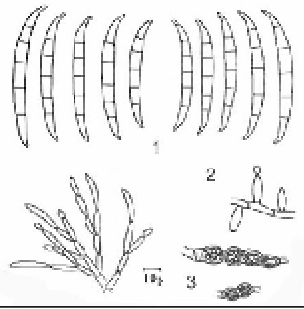
Хламидоспоры обычно образуются рано и обильно, гладкие или слегка бородавчатые, чаще интеркалярные, реже терминальные, одиночные, в парах, в цепочках или в клубочках, охряные, а также в старых конидиях.

В некоторых культурах образуются светлокоричневые, темнеющие с возрастом, склероции.

По культуральным признакам этот вид близок к виду *F. semitectum*, но отличается от последнего формой конидий и конидиогенными клетками (см. *F. semitectum*).

В культуре не стабилен.

F. graminearum Schwabe (1838)*
Телеоморфа: *Gibberella zeae* (Schwein.) Petch (1936)



1- макроконидии; 2- конидиеносцы с монофиалидами; 3- хламидоспоры

Культуры весьма быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем 8.5 см.

Воздушный мицелий хорошо развит, высокий, пушисто-хлопьевидный, белый, с оттенком меда (медово-желтый), розовый с желтым оттенком, позже - с коричневым оттенком, малиновый.

Реверс - кораллово-красный, карминовый, малиновый, винно-красный до темновинно-красного, может быть розовым (серовато - или темнорозовым, оранжево-розовым), винно-красным с коричневым оттенком (в старой культуре).

Конидиеносцы вначале представлены латеральными, почти круглыми фиалидами на гифах, позднее состоят из слабо, а затем сильно разветвленных веточек с цилиндрическими или почти бочонковидными фиалидами. После первого образования конидий, фиалиды разветвленных конидиеносцев могут перкуррентно пролиферировать и образовывать новую серию фиалид. Эти конидиеносцы могут аггрегироваться в спородохии (Booth, 1971).

Конидиогенные клетки - монофиалиды.

Макроконидии веретеновидно-серповидные, эллиптически изогнутые, с почти прямой вентральной стороной и равномерно (несильно) изогнуты дорсивентрально, имеют отчетливые перегородки. Апикальная клетка - конической формы, несколько вытянута, слегка и равномерно сужена (не нитевидная и не острая на конце). Базальная клетка имеет отчетливую ножку. Типично с 5 (6) перегородками (в старых культурах конидии варьируют в размере: они короче, имеют меньшее количество перегородок, в основном - 3).

Размеры конидий: с 5 перегородками - 41-60×4.3-5.5 μ (диапазон 28-72×3.2-6.0 μ) (Gerlach, Nirenberg, 1982) и с 5-7 перегородками - 48-50×3.0-3.5 μ (диапазон 35-62×2.5-5.0 μ) (Booth, 1971). Макроконидии образуются в воздушном мицелии (в свежевыделенных культурах часто образуются уже на 5-7 сутки) и в разбросанных по поверхности субстрата светлооранжевых, охряных спородохиях, которые образуются в культуре гриба с возрастом.

В субкультуре спороношение может быть не обильное и даже отсутствовать, типичное спороношение можно получить, используя среды CLA, SNA, голодный агар с листьями лимона.

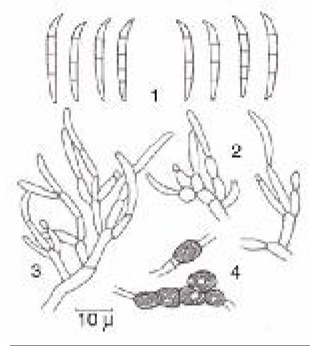
Хламидоспоры интеркалярные, одиночные, в парах или в коротких цепочках и в конидиях, бледнокоричневые, но при обычных условиях культивирования образуются слабо, с возрастом культуры, часто отсутствуют.

**Год описания вида по К.Бусу (1971) и В.Герлаху и Х.Ниренберг (1983); согласно Индексу Грибов год описания вида - 1839.*

Свежие изоляты, выделенные из репродуктивных органов, хорошо образуют перитеции на доннике; на среде CLA, на голодном агаре с листьями лимона; иногда в пробирках на косяках со средой КСА (с возрастом).

В культуре относительно стабилен.

F. heterosporum Nees ex Fr. (1832)*
Телеоморфа: *Gibberella gordonia* Booth (1971)



1- макроконидии; 2, 3- конидиеносцы с монофиалидами; 4- хламидоспоры

Культуры относительно быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем 4.6 см.

Воздушный мицелий обычно обильный, хлопьевидный или войлочный, белый, может быть слегка розоватым, реже светлокремовый или желтоватый.

Реверс - беловатый (в начале роста), желтоватый, светлооранжево-розовый, охряно-желтый, с возрастом может быть янтарным, рыжеватым (по К.Бусу (1977) иногда с возрастом может появляться красноватый оттенок; по В.Герлаху и Х.Ниренберг (1982) может становиться коричневато-красным).

Конидиеносцы вначале возникают как латеральные фиалиды, затем формируются слабо разветвленные конидиеносцы, несут на поддерживающих клетках 1-3 фиалиды. В спородохиях конидиеносцы тесно скученные, густо ветвящиеся.

Конидиогенные клетки - монофиалиды, цилиндрические, короткоэллипсоидальные или бочонковидные.

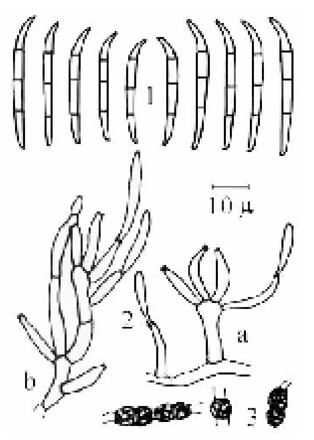
Макроконидии (из спородохиев) веретеновидно-серповидные, слегка эллиптически изогнутые, но, в основном, довольно прямые, иногда слабо дорсивентральные, с постепенно и равномерно суженной к кончику апикальной клеткой, слегка удлиненной и несколько изогнутой, иногда клювовидной; с более или менее ясно выраженной ножкой. Преобладают конидии с 3-5 перегородками, иногда перегородки не очень отчетливые.

Размеры конидий: с 3 перегородками - 18-37×2.4-4.3 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 17-35×3.0-3.5 μ (Booth, 1971); с 4-5 перегородками - 28-43×3.5-4.5 μ и с 5 перегородками - 38-55×4.0 μ (Booth, 1971). Конидии, формирующиеся в воздушном мицелии, варьируют по размерам, они могут быть короче и толще, в отличие от более унифицированных конидий в спородохиях; могут также образовываться конидии с 0-2 перегородками. Спородохии или пионноты - оранжевые, в свежевыделенных культурах образуются быстро. В субкультуре многие изоляты при обычных условиях культивирования теряют способность к образованию конидий, но она может быть восстановлена при выращивании культуры под эритемными лампами.

Хламидоспоры интеркалярные, одиночные, в парах, в цепочках, изредка в небольших клубочках.

В культуре относительно стабилен, но культуральные варианты возможны.

F. merismoides Corda (1838)



1- макроконидии; 2- конидиеносцы с монофиалидами (а- в начале роста, b- в пионнотах); 3- хламидоспоры

Культуры медленно растущие. Диаметр колоний в среднем 1.7 см.

Воздушный мицелий слабо выражен, грязновато - или розовато-белый, иногда охряный, но чаще без видимого воздушного мицелия.

Реверс - кремовый, оранжево-розовый, светлолососево-оранжевый, оранжевый до темнооранжевого. Колонии дрожжеподобные, кажутся скользкими.

Конидиеносцы слабо развиты, возникают как латеральные фиалиды на гифах мицелия; в пионнотах конидиеносцы тесно скученные и состоят из слабо разветвленных конидиеносцев, но чаще - из поддерживающей клетки с кистью (от 3 до 9) фиалид.

Конидиогенные клетки - монофиалиды, цилиндрические к обратнобулавовидным.

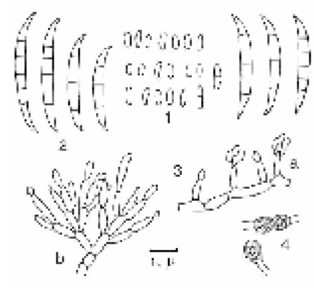
Макроконидии, которые образуются очень быстро, веретеновидные до цилиндрически-серповидных, прямые или эллиптически изогнутые, с закругленной, слегка суженной и согнутой (иногда крючковатой) апикальной клеткой, с ножкой в основании конидии, но чаще без отчетливой ножки, типично с 3 (0-7) перегородками.

Размеры конидий: с 3 перегородками - 26-48×3.0-4.3 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и с 3-4 перегородками - 30-45×3.5-5.0 μ (Booth, 1971). Образуются в пионнотах, которые, сливаясь, образуют слои кремового, от оранжево-розового до оранжевого цвета.

Хламидоспоры интеркалярные или терминальные, одиночные, в парах, в коротких цепочках или отсутствуют.

В культуре стабилен.

F. oxysporum Schltdl. (1824)



1- микроконидии; 2- макроконидии; 3- конидиеносцы с монофиалидами (а- первичные, b- вторичные); 4- хламидоспоры

Культуры, в основном, быстрорастущие (имеются значительные различия между изолятами). Диаметр колоний в среднем 5.5 см (диапазон от 3.4 до 6.7 см).

Воздушный мицелий пушисто-хлопьевидный, войлочный, либо паутинистый, тяжистый (который часто стелется по стеклу пробирки, обволакивая ее); или почти отсутствует (у изолятов, формирующих обширные пионнотные слои), белый, часто с пурпуровыми или фиолетовыми оттенками, персиковый.

Реверс - беловатый, светлопесочный, светлобежевый; охряно-желтый, лососевый; фиолетовый (от светлофиолетового до темнофиолетового) и его оттенки (розовато-фиолетовый, серовато-фиолетовый, грязнобуро-фиолетовый. грязно-фиолетовый, иногда с синеватым оттенком); может окрашиваться в винно-серые или пурпуровые оттенки; иногда могут появляться синеватые или зеленовато-синеватые зоны.

Конидиеносцы двух типов: первичные (на которых образуются микроконидии) представлены короткими латеральными фиалидами на гифах воздушного мицелия, позднее конидиеносцы слабо разветвленные. Вторичные, на которых образуются макроконидии, разветвленные и сложно разветвленные.

Конидиогенные клетки - монофиалиды, от почти цилиндрических до слегка обратнобулавовидных; конидиогенные клетки первичных конидиеносцев - короткие, у вторичных - обычно длиннее, чем у первичных.

Образуется 2 типа конидий: микро - и макроконидии. Микроконидии обычно одноклеточные или с 1 перегородкой, овальные, эллипсоидальные, цилиндрические, прямые до слегка изогнутых, собраны в ложные головки. Размеры одноклеточных микроконидий: 5-9×2.4-3.0 µ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 5-12×2.2-3.5 µ (Booth, 1971).

Макроконидии веретеновидно-серповидные, эллиптически изогнутые или почти прямые, тонкостенные, с постепенно и равномерно суживающейся (не нитевидной), неудлиненной, иногда загнутой (слегка крючковатой) апикальной клеткой, в основном с отчетливой ножкой, обычно с 3 перегородками, у некоторых изолятов с 4-5 перегородками. Иногда макроконидии образуются скудно.

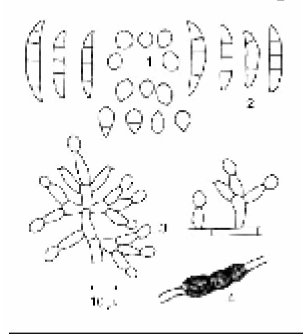
Размеры макроконидий: с 3 перегородками - 27-42×3.0-4.7 µ (диапазон 18-54.0×2.7-6.0 µ) (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 27-46.0×3.0-5.0 µ (Booth, 1971); с 5 перегородками - 37-55×3.3-5.4 µ (диапазон - 26-62×2.8-6.0µ) (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 35-60×3.0-5.0 µ (Booth, 1971). Макроконидии образуются в воздушном мицелии и в светлолососевых или оранжевых спородохиях или пионнотах (в некоторых культурах спородохии и пионноты образуются редко).

Хламидоспоры обильные, интеркалярные или терминальные, одиночные или в парах, реже в коротких цепочках; по В.Герлаху и Х.Ниренберг (Gerlach, Nirenberg, 1982) - иногда и в конидиях.

В некоторых культурах образуются склероции (от светлых до коричневатых; или синие, темнофиолетовые), их образование, в зависимости от культуры, варьирует от скудного до обильного.

Вид весьма вариабельный; в культуре не стабилен, часто образуются мицелиальные или пионнотные варианты. Некоторые культуры имеют запах сирени.

F. poae (Peck) Wollenw., in Lewis (1913)



1- микроконидии; 2- макроконидии; 3- конидиеносцы с монофиалидами; 4- клетки с гранулированной протоплазмой в гифах мицелия

Культуры весьма быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем 8.5 см.

Воздушный мицелий обильный, высокий, рыхлый, пушистый, с возрастом более плотный, войлочный; порошащий, белый, бело-розовый.

Реверс - бело-кремовый, телесно-розовый до лососевого, может быть желтоватым; или слабокрасный (красноватый) до карминово-красного, винно-красного, иногда (чаще в субкультуре), может появляться слабофиолетовый оттенок.

Конидиеносцы возникают латерально на гифах воздушного мицелия, вначале не разветвленные, с возрастом слабо или сильно разветвленные (переход от первичных конидиеносцев ко вторичным трудно

различим).

Конидиогенные клетки - монофиалиды, имеют характерную форму: короткие, бочонковидные, утолщенные ампулообразные, с воротничком.

Образуется 2 типа конидий: микро - и макроконидии.

Микроконидии реповидные или почти круглые, реже грушевидные, в старых культурах зернистые, преимущественно одноклеточные (реже с 1 перегородкой), собраны в ложные головки (часто напоминающие гроздья винограда под малым увеличением микроскопа при прямом микроскопировании чашки с грибом).

Микроконидии образуются обильно и преобладают по количеству над макроконидиями.

Размеры микроконидий без перегородок: 6-10×5.5-7.4 µ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 7-12×7-10.0 µ (Booth, 1971). Макроконидии, в основном, редкие, прямые (чаще) или эллиптически изогнутые, довольно широкие по всей длине, часто с вакуолями, базальная клетка обозначена нечеткой ножкой или сосочком, в основном с 3 перегородками.

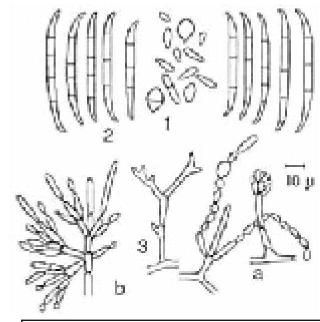
Размеры макроконидий с 2-3 перегородками: 13-38×3.6-8.0 µ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и с 3 перегородками 20-40×3.0-4.5 µ (Booth, 1971). В некоторых культурах образуются кремовые* спородохии или пионноты, состоящие в основном из микроконидий (Seemuller, 1968; Gerlach, Nirenberg, 1982).

Типичные хламидоспоры отсутствуют, чаще образуются утолщения в клетках мицелия с гранулированной протоплазмой.

В культуре стабилен. Свежевыделенные культуры имеют характерный фруктовый запах, напоминающий запах персика.

**Данный признак нами отмечен только в некоторых культурах, выращиваемых под эритемными лампами.*

F. proliferatum (Matsush.) Nirenberg (1976)*



1- микроконидии; 2- макроконидии; 3- конидиеносцы (a - первичные с моно - и полифиалидами; b- вторичные с монофиалидами)

Культуры быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем 5.5 см.

Воздушный мицелий хлопьевидный или шерстистый до войлочного, иногда клочковатый, белый, слегка розоватый, серовато-фиолетовый, иногда, с возрастом, может приобретать винно- лиловые оттенки

Реверс - охряно-лососевый или охряно-желтый; фиолетовый (от светлофиолетового до темнофиолетового) и его оттенки (розовато - или грязнофиолетовый); может быть винно-лиловым, в старых культурах может быть коричнево-винным.

Конидиеносцы, на которых формируются микроконидии (первичные), вначале неразветвленные, позднее слабо разветвленные. Вторичные конидиеносцы обильно ветвятся.

Кондиогенные клетки первичных конидиеносцев - моно - и полифиалиды, с 2 и более конидиогенными локусами, часто пролиферирующие, тонкие, почти цилиндрические; в спородохиях фиалиды с одним (но встречаются и с двумя) конидиогенным локусом.

Образуется 2 типа конидий: микро - и макроконидии. Микроконидии образуются рано (на 2-3 день) и обильно, собраны в короткие** цепочки и ложные головки. Микроконидии булавовидные, обычно одноклеточные (редко с 1 перего-

родкой). Второй тип микроконидий, характерный для вида, это - грушевидные микроконидии, которые чаще можно обнаружить лишь в старых культурах, а также на средах, указанных в методической части для видов этой секции.

Размеры булавовидных конидий: 7-9×2.2-3.2 μ; грушевидных 7-11×4.7-7.7 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982).

Макроконидии обильные, почти прямые, с параллельными дорсивентральной и вентральной сторонами, или слабо эллиптически изогнутые; тонкостенные, изящные, с 3-5 перегородками, с ножкой в основании, апикальная клетка вытянутая, сжатая и слегка согнутая.

Размеры конидий с 3 перегородками: 30-46×3.3-4.1 μ, с 5 перегородками 47-58×3.4-4.4 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982). Макроконидии образуются в воздушном мицелии и в оранжевых, охряных или рыжевато-коричневых спородохиях, отдельных или сливающихся (как "псевдопионноты"), иногда спородохии отсутствуют.

Хламидоспоры отсутствуют.

В некоторых культурах образуются (иногда довольно обильно) темносиние до черных склероции.

По некоторым культуральным признакам этот вид близок к виду *F. oxysporum,* но имеет иные морфологические характеристики (см. *F. oxysporum*).

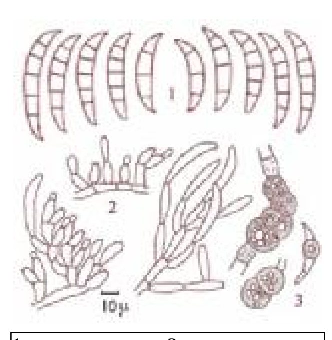
В культуре не стабилен. При частых пересевах, возможно появление пионнотных или мицелиальных культуральных вариантов.

___

**Номенклатура вида, согласно Индексу Грибов: F. proliferatum (Matsush.) Nirenberg ex Gerlach & Nirenberg (1976).*

***Согласно П.Е.Нельсону с соавторами(1983) длина цепочек у этого вида может варьировать от длинных до коротких в зависимости от культуры; Х.Ниренберг (1976), В.Герлах и Х.Ниренберг (1982), Х.Ниренберг и О'Доннелл (1998) указывают на формирование микроконидий у этого вида в длинных цепочках (цепочки с более, чем 30 конидиями авторы относят к длинным цепочкам). Нами отмечены и более-менее длинные и короткие цепочки у этого вида, но, вместе с тем, цепочки у этого вида намного короче, чем у F. verticillioides. Поэтому, чтобы подчеркнуть отличие этого вида от F. verticillioides (в сравнительном плане) мы приводим как диагностический признак - короткие цепочки.*

F. sambucinum Fuckel (1869)*
Телеоморфа: *Gibberella pulicaris* (Fr.) Sacc. (1877)



1- макроконидии, 2- конидиеносцы с монофиалидами; 3- хламидоспоры

Культуры, в основном, быстрорастущие (имеются различия между изолятами). Диаметр колоний в среднем 5.0 см (от 4.5 до 5.7 см). В субкультурах скорость роста может быть выше. Колонии часто имеют неровные края.

Воздушный мицелий, в основном, обильный, от высокого, рыхлого, хлопьевидного до более низкого плотного, войлочного, но в некоторых культурах редкий или клочковатый, белый, бело-розовый, белый с желтыми или коричневыми оттенками, или серовато-оранжевый, часто растет концентрическими кругами.

Реверс варьирует в цвете: в одних культурах - желтовато-белый, желтоватый, серовато- или коричневато-оранжевый, с возрастом может быть желтовато-бурым до гнедого; в других - розовый, карминово-красный, серовато-красный, красный с коричневыми точками.

Конидиеносцы вначале возникают как латеральные фиалиды на гифах воздушного мицелия, затем слабо ветвятся, несут на поддерживающих клетках 2-4 фиалиды. В спородохиях конидиеносцы густо ветвятся (Gerlach, Nirenberg, 1982) или более редуцированы и образуют палисадный слой фиалид на поверхности спородохия (Booth, 1977).

Конидиогенные клетки - монофиалиды, цилиндрические до бочонковидных, с широкой порой, окруженной воротничком.

Макроконидии* - веретеновидно-серповидные, изогнуты дорсивентрально (изгиб сильнее в верхней трети конидии) и вентрально (слабо или сильно), , отчетливо септированные, типично с 3-5 перегородками. Апикальная клетка короткая, суженная или только сжатая, прямая или слегка загнутая, иногда клювовидная; часто с маленьким сосочком на конце. Базальная клетка в одних изолятах имеет четкую ножку, в других - только сосочек.

Размеры конидий: с 3 перегородками - 22-35×4.0-5.2 μ (диапазон 16-48×3.0-6.0 μ) (Gerlach, Nirenberg, 1982) и с 3-4 перегородками - 30-45×4.0-5.0 μ (Booth, 1971); с 4-5 перегородками - 26-44×4.0-5.6 μ (диапазон 20-56×3.5-6.0 μ) (Gerlach, Nirenberg, 1982), с 5 перегородками - 40-55×5.0-5.5 μ (Booth, 1971). Макроконидии образуются в воздушном мицелии и в телесно-розовых, лососевых, рыжеватых, оранжевых, или красных (в зависимости от цвета изолята) спородохиях, которые с возрастом часто сливаются, и в пионнотах.

Хламидоспоры интеркалярные или терминальные, одиночные, в цепочках, клубочках или в конидиях; иногда не очень обильные, или отсутствуют.

В свежевыделенных культурах иногда образуются довольно обильные и заметные, розовато-коричневые до коричневых или темносиние, темнокрасные склероции.

В некоторых случаях макроконидии этого вида по своей форме могут напоминать вид *F. culmorum,* но они не такие широкие, имеют вентральную изогнутость и более изогнуты в верхней трети конидии.

В культуре не стабилен, могут появляться пионнотные или мицелиальные варианты.

F. sambucinum отличается широкой амплитудой изменчивости морфологических и культурных признаков и имеет значительное количество синонимов (Билай, 1955). Причем, П.Е.Нельсон с соавторами (1983) большинство ранее описанных вариантов и форм объединили в один вид, а В.Герлах и Х.Ниренберг (1982) многие из них описали как самостоятельные виды, а некоторые как варианты вида. У В.И.Билай (1955, 1977) вид описан с несколькими разновидностями, некоторые из них имеют микроконидии. Согласно последним исследованиям, такие виды, как *F. sulphureum*, *F. trichothecioides*, *F. sambucinum* var. *minus*., а также *F. sambucinum* f. 2 и f. 6 Wollenw., описанные некоторыми авторами, как самостоятельные виды, Х.Ниренберг (Nirenberg, 1995) приводит как синонимы вида *F. sambucinum*.

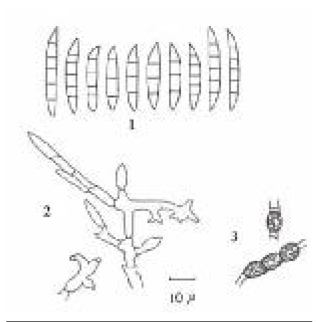
___

**Согласно Индексу Грибов год описания вида - 1870.*

***В некоторых культурах гриба образуются мелкие конидии, которые в одних системах рода рассматриваются как микроконидии, а в других - как макроконидии. Так, F. sambucinum var. trichothecioides (по системе В.И.Билай, 1977) отличается от основного вида присутствием микроконидий: эллиптических, веретеновидно-серповидных, на обоих концах округленных или притупленных, одноклеточных или с 1(3) перегородками. К.Бус (1971) все конидии у вида F. trichothecioides относит к макроконидиям, а Х.Ниренберг (1995), как сказано выше, объединила его с основным видом - F. sambucinum.*

У П.Е.Нельсона с соавторами (1982) микроконидии отмечены у вида F. bactridioides, который они отнесли к F. sambucinum.

F. semitectum Berk. & Ravenel (1875)*



1- макроконидии; 2- конидиеносцы с бластическими конидиогенными клетками; 3- хламидоспоры

Культуры быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем 6.0 см.

Воздушный мицелий обильный, плотнохлопьевидный, со временем выглядит "припудренным" из-за обильного образования рассеянных конидий, вначале беловатый с охряными, желтоватыми оттенками, персиковый, становящийся со временем охряно-желтым, рыжеватым, рыжевато-коричневым.

Реверс - вначале беловатый, становящийся светлоохряно-лососевым, светлопесочным, со временем - изабелловым, охряно-желтым, охряным, рыжеватым, желтовато-бурым, в некоторых изолятах с коричневыми, бурыми пятнышками (с возрастом).

Конидиеносцы двух типов: первичные и вторичные (по К.Бусу, 1977). Первичные конидиеносцы простые или разветвленные, образуются на воздушном мицелии в виде боковых ответвлений. Вторичные конидиеносцы обычно сгруппированы в спородохии.

Конидиогенные клетки первичных конидиеносцев - бластические**, симподиальные, с 2-4 локусами, вторичных - монофиалиды (по К.Бусу, 1977).

Макроконидии, характеризующие вид, веретеновидные до ланцетовидных, с конической до клиновидной апикальной клеткой, реже веретеновидно-серповидные, эллиптически изогнутые и тогда со слегка вытянутой апикальной клеткой; к обоим концам постепенно суженные, без ножки или с сосочком в основании, имеют от 3 до 5 перегородок; образуются в воздушном мицелии, обычно быстро и обильно (иногда могут встречаться недоразвитые конидии с 0-2 перегородками).

Размеры конидий с 3 перегородками - 20-30×3.6-4.8 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 17-28×2.5-4.0 μ (Booth, 1971); с 5 перегородками - 26-40×3.8-5.5 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 22-40×3.7-4.0 μ (Booth, 1971).

Вторичные макроконидии (в тех культурах, где они образуются), веретеновидно-серповидные, эллиптически изогнутые, постепенно сужающиеся к конечным клеткам, имеют от 3 до 7 перегородок и типичную ножку, апикальная клетка - удлиненная, согнутая (иногда крючковатая). Размеры таких конидий - 20-46×3.0-5.5 μ (Booth, 1977), образуются в лососевых, светлооранжевых спородохиях*** или пионнотах****.

В старых культурах, особенно при частых пересевах, конидии могут варьировать по форме и размерам и могут появляться обратнояйцевидные конидии с одной перегородкой.

Хламидоспоры необильные, интеркалярные, одиночные или в цепочках.

В некоторых культурах со временем (иногда через 4 недели) образуются коричневые, темнобурые склероции.

В культуре относительно стабилен.

**Согласно Индексу Грибов название вида - Fusarium incarnatum (Desm.) Sacc. (1886).*

***В.Герлах и Х.Ниренберг (1982) рассматривают конидиогенные клетки у этого вида не как бластические, а как монофиалиды, часто симподиально пролиферирующие и полифиалиды с 2-3 (до 4) конидиогенными локусами. Вместе с тем, по форме конидий, отсутствию ножки конидии F. semitectum соответствуют конидиям такого типа, которые образуются на бластических конидиогенных клетках первичных конидиеносцев у вида F. avenaceum, а также у двух видов (по системе В.Герлаха и Х.Ниренберг, 1982) из той же секции, в которую входит F. semitectum - F. anguioides и F. diversisporum. В этой связи, тип конидиогенных клеток у этого вида мы привели согласно диагнозу К.Буса (1971, 1977), т.е. как бластические.*

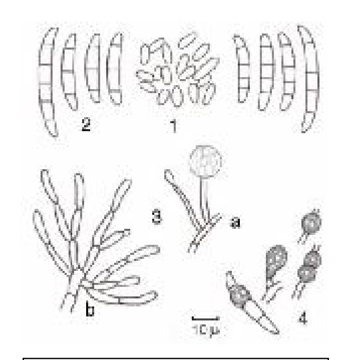
****В "Атласе ..." В.Герлаха и Х.Ниренберг (1982), в монографии К.Буса (1971) указано на отсутствие спородохиев у этого вида. В дальнейшем, К.Бус (1977) указывает на способность этого вида образовывать спородохии. П.Е.Нельсон с соавторами (1982), нашли, что этот признак (образование спородохиев) является вариабельным, когда провели сравнительный анализ, выращивая моноклоновые культуры гриба на PDA и CLA. Эти исследования подтверждают вывод А.И.Райлло (1935, 1955) о том, что образование спородохиев или пионнотов является свойством лишь отдельных моноклоновых культур и не может быть выдвинут, как видовой признак.*

Нами отмечалось образование спородохиев в отдельных моноклоновых культурах при выращивании культур этого вида после хранения. Однако, в свежевыделенных культурах при инкубировании их на КСА, этот признак нами не отмечен.

*****Образование пионнотов у вида отмечено в исследованиях А.И.Райлло (1950) и В.И.Билай (1955, 1977) и указано для культуральных пионнотных вариантов у П.Е.Нельсона с соавторами (1983).*

Несмотря на указанные в диагнозах противоречия (тип конидиогенных клеток: фиалидный или бластический; пионноты или спородохии; образование спородохиев), этот вид трудно спутать с другими видами, т.к. его характеризуют именно веретеновидные, ланцетовидные конидии, образующиеся в воздушном мицелии, и наличие конидиогенных клеток более чем с одним локусом, которые хорошо различимы под микроскопом.

F. solani (Mart.) Sacc. (1881)
Телеоморфа: *Nectria haematococca* Berk. & Broome (1873)



1- микроконидии; 2- макроконидии; 3- конидиеносцы с монофиалидами (a- первичные, b- вторичные); 4 - хламидоспоры

Культуры быстро и относительно быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем 5.1 см (диапазон от 4.2 до 5.7 см).

Воздушный мицелий - тяжистый, хлопьевидный (редкий или густой), войлочно-пушистый, пленчатый, серовато-белый, кремовый, кремово-коричневый, изабелловый или серовато-синевато-зеленоватый. Иногда растет концентрическими кругами.

Реверс - желтоватый, кремовый, желтовато-кремовый, охряно-желтый, изабелловый, может быть желтовато-бурым или серовато-синеватый, синеватый, синевато-зеленоватый, синевато-коричневый.

Конидиеносцы, на которых формируются микроконидии (первичные), вначале представлены длинными, суженными к вершине латеральными фиалидами, возникающими на гифах воздушного мицелия, но затем формируются дифференцированные, слабо разветвленные, удлиненные конидиеносцы. Конидиеносцы, на которых образуются макроконидии (вторичные), вначале простые, короткие, затем сильно разветвленные и имеют более короткие, чем у первичных, от почти цилиндрических до слабобочонковидных, фиалиды.

Конидиогенные клетки - монофиалиды, в основном с отчетливым воротничком.

Образуется 2 типа конидий: микро - и макроконидии.

Микроконидии (образуются быстро, на 2-3 день), одноклеточные, овальные, эллипсоидальные до почти цилиндрических, могут иметь 1 перегородку, собраны в ложные головки, часто покрытые слизью, что хорошо видно при просмотре чаш-

ки под малым увеличением микроскопа. Размеры одноклеточных микроконидий 8-13×3.2-4.0 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 8-16×2.0-4.0 μ (Booth, 1971)

Вскоре в воздушном мицелии (через 4-7 дней) появляются макроконидии. Они веретеновидно-серповидные, эллиптически изогнутые или почти прямые, с одинаковым диаметром на протяжении большей части длины (почти цилиндрические), относительно широкие и толстостенные, с короткой, слегка суженной и тупой апикальной клеткой, иногда клювовидной. Базальная клетка имеет ножку, сосочек или закруглена. Типично с 3 (менее часто с 4-5) перегородками (часто перегородки неотчетливые).

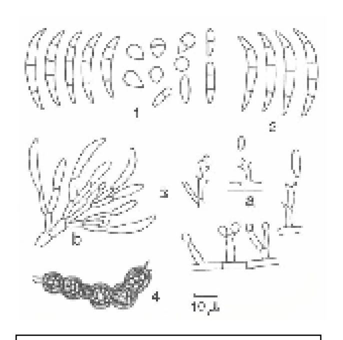
Размеры конидий: с 3 перегородками 27-50×4.2-6.0 μ, с 4-5 перегородками - 34-55×4.2-6.0 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и с 1-5 перегородками 35-55×4.5-6.0 μ (Booth, 1971). Макроконидии образуются в воздушном мицелии, в спородохиях и пионнотах: кремовых, желтоватых, беловато-коричневатых, или синевато-зеленоватых (в зависимости от цвета культуры), которые могут покрывать большую часть поверхности агара.

Хламидоспоры, в основном, обильные, интеркалярные или терминальные, на коротких латеральных веточках; одиночные, в парах, редко в коротких цепочках или клубочках, и в конидиях. Обильно формируются на бедных питательных средах, например, на почвенном агаре.

В некоторых культурах образуются мелкие, плоские, не очень выразительные, буроватые, желто-бурые или синеватые склероции.

В культуре относительно стабилен.

F. sporotrichioides Sherb. (1915)



1- микроконидии, 2- макроконидии, 3- конидиеносцы (а- первичные с фиалидами и бластическими конидиогенными клетками, b- вторичные с монофиалидами); 4- хламидоспоры

Культуры весьма быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем 8.2 см.

Воздушный мицелий обильный, высокий, рыхлый, пушистый, хлопьевидный, нередко порошащий, вначале беловатый, позже желтоватый, розоватый, карминовый до буровато-красного с возрастом.

Реверс - вначале беловато-розовый до темнорозового, затем - слабокрасный (красноватый) до карминового, винно-красного, может приобретать пурпуровые оттенки; позже может становиться буровато-красным или красно-бурым.

Конидиеносцы, на которых образуются микроконидии (первичные), неразветвленные или слабо разветвленные. Вторичные конидиеносцы, на которых образуются макроконидии, сильно разветвленные.

Конидиогенные клетки первичных конидиеносцев моно - и полибластические с 2-5 конидиогенными локусами, симподиально пролиферирующие и фиалиды. Конидиогенные клетки вторичных конидиеносцев - монофиалиды.

Образуется 2 типа конидий: микро - и макроконидии.

Микроконидии одноклеточные или с 1, иногда с 2-3, перегородками, одиночные или собраны в ложные головки. Формируются два типа микроконидий: а) грушевидные, а также реповидные, округлые и б) веретеновидные, иногда слабо серповидно-изогнутые и яйцевидные.

Размеры одноклеточных грушевидных микроконидий первого типа (а) - 5-12×4.0-9.5 μ, с 1 перегородкой - 7-19×4.0-9.7 μ. Размеры одноклеточных веретеновидных микроконидий второго типа (б) - 5-14×2.0-4.2 μ; с 1 перегородкой 6-26×2.2-4.8 μ. (Gerlach, Nirenberg, 1982).

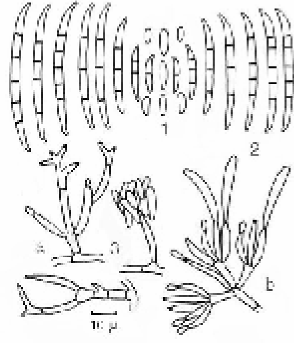
Макроконидии обильные, веретеновидно-серповидные, эллиптически изогнутые, обычно более широкие в верхней трети, суженные к концам, апикальная клетка сравнительно короткая и сильно изогнутая, базальная клетка с ножкой, иногда не очень четкой, типично с 3-5 перегородками.

Размеры макроконидий с 3 перегородками - 29-36×3.7-4.8 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 24-48×3.5-5.0 μ (Booth, 1971), с 5 перегородками - 40-46×4.1-5.3 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982). Макроконидии образуются в воздушном мицелии и в спородохиях (от лососевого до светлооранжевого или охряного цвета), которые при обычных условиях культивирования появляются с возрастом, чаще отсутствуют или редки.

Хламидоспоры обильные, интеркалярные, реже терминальные, одиночные или в цепочках, охряные, затем светлокоричневые.

В культуре стабилен.

F. subglutinans (Wollenw. & Reinking) P.E.Nelson, Toussoun & Marasas (1983) Телеоморфа: *Gibberella subglutinans* (Edwards) P.E.Nelson, Toussoun & Marasas (1983)*



1- микроконидии, 2- макроконидии, 3- конидиеносцы (а- первичные с моно - и полифиалидами; b- вторичные с монофиалидами)

Культуры быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем 5.9 см.

Воздушный мицелий обильный, хлопьевидный до войлочного, в субкультуре может быть шерстистым, белый, серовато-белый или серовато-охряный, розовато-телесный, может иметь фиолетовые или винно- пуруровые оттенки. Реверс - винно-пурпуровый до темнопурпурового, пурпурно-фиолетового; фиолетовый (серо-фиолетовый, грязнобуро-фиолетовый, темнофиолетовый); или темно-телесный (часто с фиолетом в центре колонии).

Конидиеносцы, на которых образуются микроконидии (первичные), вначале неразветвленные, затем (довольно быстро) - разветвленные. Конидиеносцы, на которых образуются макроконидии (вторичные) - обильно ветвящиеся.

Кондиогенные клетки: у первичных конидиеносцев - моно - и полифиалиды и пролиферирующие, тонкие, почти цилиндрические, у вторичных - монофиалиды, короче, чем у первичных конидиеносцев.

Образуется 2 типа конидий: микро - и макроконидии.

Микроконидии (образуются быстро, через 2-3 дня) овальные, эллипсоидальные, веретеновидные и аллантоидные; одноклеточные (но могут иметь 1-3 перегородки и переходят впоследствии в макроконидии), собраны в ложные головки. Размеры одноклеточных микроконидий - 9-12×2.5-3.5 μ.

**В Индексе Грибов название телеоморфы не указано. Как отмечал К.Бус (1971), сумчатая стадия гриба встречается редко в природе, вместе с тем телеоморфа гриба приводится во всех цитируемых выше изданиях (G. fujikuroi var. subglutinans Edwards, 1933).*

Макроконидии обильные, образуются быстро, тонкостенные, почти прямые или эллиптически изогнутые, имеют сжатую апикальную клетку, часто крючковатую, ножку в основании, типично с 3-5 перегородками.

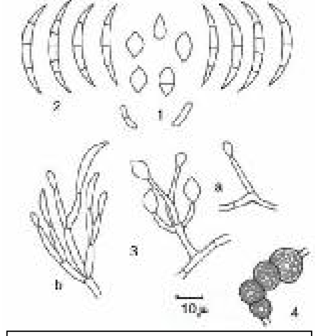
Размеры конидий: с 3 перегородками - 27-54×3.4-4.2 μ; с 5 перегородками - 53-63×3.5-4.5 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982). Макроконидии формируются в воздушном мицелии и в охряно-лососевых, темноохряных, тусклооранжевых, отдельных или сливающихся, как псевдопионноты, спородохиях.

Хламидоспоры отсутствуют.

В некоторых культурах образуются темносиние, черные склероции.

В культуре не стабилен.

F. tricinctum (Corda) Sacc. (1886)
Телеоморфа: *Gibberella tricincta* El-Gholl, McRitchie, Schoult. & Ridings (1978)



1- микроконидии, 2- макроконидии, 3- конидиеносцы с монофиалидами (а- первичные, b- вторичные); 4- хламидоспоры

Культуры относительно медленнорастущие. Диаметр колоний в среднем 3.2 см (диапазон 2.5-4.0 см).

Воздушный мицелий обильный, невысокий, плотный, войлочный, ватообразный, окрашен в оттенки стромы: карминовый, темновинно-красный до темнопурпурового, иногда (частично) белый или охряный.

Реверс - всегда интенсивно окрашен: карминовый до темнокрасного, винно-красный до темновинно-красного, пурпуровый.

Конидиеносцы, на которых образуются микроконидии (первичные), вначале неразветвленные, позднее слабо разветвленные и состоят из длинных, тонких клеток; вторичные, на которых образуются макроконидии, сильно разветвленные.

Конидиогенные клетки - монофиалиды. Фиалиды первичных конидиеносцев - длинные, тонкие, цилиндрические, с воротничком, Фиалиды вторичных конидиеносцев - обратнобулавовидные и короче, чем на первичных конидиеносцах.

Образуется 2 типа конидий: микро - и макроконидии.

Микроконидии двух типов: а) лимоновидные (характеризуют вид), грушевидные, реже реповидные и б) (также более редкие) цилиндрические (серповидно-изогнутые или прямые); одноклеточные (чаще) или с 1 перегородкой; собраны в ложные головки, иногда образуются в спородохиях или пионнотах (Seemüller, 1968; Gerlach, Nirenberg, 1982). Микроконидии у этого вида, в сравнении с другими видами, имеющими микроконидиальное спороношение, образуются не так быстро: не на 2-4 день, а приблизительно через неделю.

Размеры одноклеточных микроконидий первого типа (а):

8-11×4.6-7.5 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982); второго типа (б): 8.7-14×2.1-3.6 μ (Seemuller, 1968).

Макроконидии тонкие, серповидно-изогнутые, даже лукообразные, более широкие в центральной части, с равномерно суженными, удлиненными, и с почти одинаковыми по размеру апикальной и базальной клетками, с ножкой в основании конидии, обычно с 3-5 перегородками.

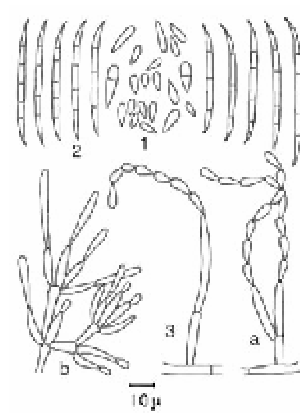
Размеры макроконидий: с 3 перегородками - 24-46×3.2-4.1 μ (Gerlach,

Nirenberg, 1982) и 26-38×3.0-4.7 μ (Booth, 1971); с 5 перегородками - 33-50×3.6-4.6 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 34-53×3.0-4.8 μ (Booth, 1971). Макроконидии образуются в спородохиях (телесного, оранжевого цвета) и (реже) в воздушном мицелии. Спородохии на среде КСА образуются обычно с возрастом культуры, но при инкубировании на средах CLA или на голодном агаре с листьями лимона - быстро.

Хламидоспоры интеркалярные, реже терминальные, одиночные, в цепочках или клубочках; немногочисленные, часто отсутствуют. В некоторых культурах образуются склероции (от кремовых до коричневых, темновинно-красные, серовато-синие до черных).

В культуре стабилен.

F. verticillioides (Sacc.) Nirenberg (1976) (син. *F. moniliforme* J. Sheld. (1904)
Телеоморфа: *Gibberella moniliformis* Wineland (1924)



1- микроконидии, 2- макро конидии, 3- конидиеносцы с монофиалидами (а- первичные, b- вторичные)

Культуры быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем - 6.2 см.

Воздушный мицелий хорошо развит, от пушистого, слабохлопьевидного до войлочного, порошистый, белый, розовато-телесный, белый с лиловыми, фиолетовыми оттенками до винно- пурпурового (если окрашивается в оттенки стромы).

Реверс - винно-пурпуровый до темнопурпурового, фиолетовый (разные оттенки) до темнофиолетового, пурпурно-фиолетового; розовато-лиловый, лиловый до пурпурно-лилового, может быть охряно-лососевым, кремовым (с возрастом или в субкультуре часто появляется фиолетовый цвет).

Конидиеносцы, на которых формируются микроконидии (первичные), возникающие латерально на гифах воздушного мицелия, вначале неразветвленные, позднее слабо разветвленные. Конидиеносцы, на которых формируются макроконидии (вторичные), обильно ветвящиеся.

Конидиогенные клетки - монофиалиды; длинные, тонкие (почти шиловидные) у первичных конидиеносцев и более короткие у вторичных.

Образуется 2 типа конидий: микро - и макроконидии. Микроконидии образуются быстро (на 2-3 день) и обильно. Они одноклеточные (редко с 1-2 перегородками), булавовидные, в массе розово-бежевые. Размеры одноклеточных микроконидий: 7-10×2.4-3.2 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 5-12×1.5-2.5 μ (Booth, 1971). Микроконидии (типично) собраны в длинные цепочки и (иногда) в ложные головки*.

**На возможное образование микроконидий в ложных головках у этого вида указано в работах Х.Ниренберг, 1976, в “Атласе грибов…” В.Герлаха и Х.Ниренберг, 1982; в “Определителе… ” П.Е.Нельсона с соавторами, 1983, а также в дихотомическом ключе для видов секции Liseola в статье Х.Ниренберг и О’Доннела, 1998 г.*

Во многих моноклоновых культурах мы отмечали образование “головок’ из микроконидий. Изучение же этих культур в динамике, показало, что “головки” состоят из тесноскрученных цепочек. Такая “головка’ образовывается не прямо над конидиогенным отверстием, а на 2-3 последовательно расположенных конидиях, выходящих из конидиогенного отверстия. Вполне вероятно, что цепочки микроконидий не успевают разворачиваться, а “скручиваются” над конидиогенном отверстием, имитируя ложные головки. Несмотря на высказанные предположения, основной диагностический признак вида - это образование микроконидий в длинных, прямых или извилистых цепочках на монофиалидах.

Макроконидии не обильные, в некоторых культурах образуются редко. Они элегантные, прямые (с почти параллельными вентральной и дорсивентральной сторонами) или эллиптически изогнутые, тонкостенные, с удлиненной, сжатой, часто согнутой апикальной клеткой, с ножкой в основании, с 3-5 (7) перегородками.

Размеры конидий: с 3 перегородками - 30-46×2.7-3.6 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 25-36×2.5-3.5 μ (Booth, 1971); с 5 перегородками - 47-58×3.1-3.6 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и с 5-6 перегородками - 30-50×2.5-4.0 μ (Booth, 1971). Макроконидии образуются в воздушном мицелии и в изабелловых или цвета корицы спородохиях, которые формируются очень редко (с возрастом), чаще отсутствуют.

Хламидоспоры отсутствуют (иногда в мицелии могут появляться вздутые клетки, которые не следует путать с хламидоспорами).

В некоторых культурах образуются темносиние или синевато-черные склероции.

В культуре относительно стабилен, но при частых пересевах возможно появление культуральных вариантов.

Приложение

Как было сказано выше, согласно авторам (Hawksworth et al., 1995) восьмого издания “Словаря грибов”, хорошо известный фитопатологам гриб с видовым названием *F. nivale* рассматривается в настоящее время как *Microdochium nivale* с телеоморфой *Monographella nivalis*, которая в отделе *Hypocreales* входит в род *Monographella,* для которого характерны темноокрашенные перитеции, погруженные в ткань питающего растения и аскоспоры с 1-3 перегородками.

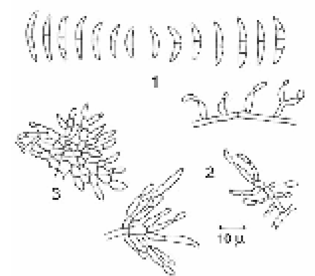
Microdochium nivale имеет иные конидиогенные клетки, чем у грибов рода *Fusarium:* аннелиды.

Аннелиды характеризуются тем, что после отделения конидии конидиеносец прорастает прямо через открытый конец этой же клетки - перкуррентно пролиферирует (прорастает). Конидиогенная клетка конидиеносца в результате этого процесса удлиняется и рубцы, остающиеся после отделения предыдущих конидий, заметны на ней в виде колец (Nirenberg, 1981, Мельник, 2000).

Аннелиды возникают, в отличие от фиалид, в результате голобластического конидиогенеза (как и бластические конидиогенные клетки); конидии, образуемые на аннелидах, имеют усеченное основание.

Ниже приводится характеристика морфолого-культуральных признаков *Microdochium nivale.*

Microdochium nivale (Fr.) Samuels & I.C.Hallett (1983)*
Телеоморфа: *Monographella nivalis* var. *nivalis* (Schaffnit) E. Müll. (1977)



1- макроконидии; 2- конидиеносцы с аннелидами; 3- зрелый спородохий (по B.Gerlach и H.Nirenberg, 1982)

Культуры, в основном, относительно быстрорастущие. Диаметр колоний в среднем 3.5см (при температуре 18°С и ниже - быстрорастущие).

Воздушный мицелий рыхло или густо хлопьевидный, паутинистый, длинноволокнистый или войлочный, белый, беловато-розовый.

Реверс - вначале белый, позже - светлоохряно-лососевый до светлого оранжево-розового, при массовом образовании спородохиев - более насыщенный, после того, как спородохии начинают коричневеть, может становится изабелловым, охряно-желтым и более коричневым вокруг конидиальных масс. Красные, фиолетовые, синие, зеленые цвета в реверсе культур *Microdochium nivale* отсутствуют.

нелидами и слабо разветвленными веточками, возникающими как боковые ответвления на гифах воздушного мицелия, или сгруппированы в спородохии, где они плотно аггрегируются.

Конидиогенные клетки - аннелиды, короткие, почти цилиндрические, бочонковидные до обратногрушевидных.

Макроконидии типично с 1 (0-3) перегородкой, веретеновидно-серповидные, слабо или сильно изогнутые, с постепенно и равномерно суженной (конической) апикальной клеткой, кончик которой либо слегка закруглен (или притуплен), либо заострен; с постепенно и равномерно суженной базальной клеткой, слегка закругленной или усеченной. Ножка в основании конидий отсутствует.

Размеры конидий: с 1 перегородкой - 13-18×2.4-3.0 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и 10-20×2.5-5.0 μ (Booth, 1971); с 2-3 перегородками - 19-27×2.8-3.8 μ (Gerlach, Nirenberg, 1982) и с 3 перегородками - 19-30×3.5-5.0 μ (Booth, 1971). Конидии образуются в светлооранжевых, лососево-оранжевых, позже - оранжевых, с возрастом коричневеющих, спородохиях или в виде порошистых масс в воздушном мицелии. Спородохии появляются рассеянно на поверхности агара, часто начинают образовываться по краям колонии, при массовом развитии могут образовывать концентрические круги. При дневном освещении или под люминесцентными лампами спороношение начинается быстро (на 7-10 день). *Microdochium nivale* лучше растет и спороносит при температуре 18°С и ниже.

Хламидоспоры отсутствуют.

По условиям половой репродукции *Microdochium nivale* является гомоталличным видом, в некоторых изолятах возможно образовывание перитецеев на питательной среде в чашках Петри и в пробирках.

В культуре стабилен.

Ареал вида: Северо-Кавказский, Средневолжский, Волго-Вятский, Центральный, Северо-Западный, Центрально-Черноземный регионы.

Питающие растения: рожь, пшеница, ячмень.

**Согласно Индексу Грибов (Index of Fungi) название вида - Monographella nivalis var. nivalis (Schaffnit) E.Müll. 1977, синонимы вида:*

Fusarium nivale Ces. ex Berl. & Voglino, in Saccardo (1886); Calonectria graminicola F.Stevens, (1913); Calonectria nivalis Schaffnit, (1913); Fusarium nivale (Fr.) Sorauer, (1901); Fusarium nivale f.sp. graminicola W.C.Snyder & H.N.Hansen; Fusarium nivale var. majus Wollenw. (1931); Fusarium nivale Ces. ex Berl. & Voglino, in Saccardo (1886) var. nivale; Gerlachia nivalis (Ces. ex Berl. & Voglino) W.Gams & E.Müll. (1980);

Gerlachia nivalis var. major (Wollenw.) W.Gams & E.Müll., (1980); Gerlachia nivalis (Ces. ex Berl. & Voglino) W.Gams & E.Müll. (1980) var. nivalis; Griphosphaeria nivalis (Schaffnit) E.Müll. & Arx, (1955); Lanosa nivalis Fr. (1849); Melioliphila graminicola (F.Stevens) (1924) [1923]; Microdochium nivale (Fr.) Samuels & I.C.Hallett (1983);

Microdochium nivale var. majus (Wollenw.) Samuels & I.C.Hallett (1983); Microdochium nivale (Fr.) Samuels & I.C.Hallett, (1983) var. nivale; Micronectriella nivalis (Schaffnit) C.Booth, (1971); Monographella nivalis (Schaffnit) E.Mll.

Указатель основных понятий и терминов

В обобщении основных понятий и терминов, была использована следующая литература: "Грибы рода Фузариум" (Райлло, 1950); "Фузарии" (Билай, 1955, 1977); "Краткий словарь ботанических терминов" (Викторов, 1964); "Жизнь растений" (И.И.Сидорова: класс Аскомицеты; класс Несовершенные грибы, 1976); "Основы общей микологии" (Билай, 1989); "Определитель грибов России. Класс *Hyphomycetes*" (Мельник, 2000); "The genus *Fusarium*" (Booth, 1971), "Terminology of the fungi imperfecti" (Cook, 1974); "A simplified method for identifying *Fusarium* spp., occuring on wheat" (Nirenberg, 1981), "Recent advances in the taxonomy of *Fusarium*" (Nirenberg, 1990), "Ainsworth & Bisby' s Dictionary of the fungi" (Hawksworth et al., 1995).

Анаморфа - конидиальная (бесполая) стадия сумчатых грибов.

Аннеляция - кольцеобразный рубчик на аннелидной конидиогенной клетке, остающийся после отделения предыдущей конидии.

Апекс (от лат. *апекс* - верхушка) - верхушка, конец, наиболее отдаленный от основания или точки прикрепления.

Апикальный (от лат. *апекс* - верхушка) - верхушечный, морфологически верхний; апикальный рост - верхушечный рост.

Аск (от греч. *аскос* - мешок) - сумка, спороносный орган, характерный для сумчатых грибов; внутри сумки образуются аскоспоры.

Аскоспоры - гаплоидные споры, обычно с 1-3 перегородками, образуемые внутри сумок (асков) у сумчатых грибов;.

Базальный (от греч. *базис* - основание) - расположенный в основании, на морфологически нижнем конце.

Базипетальный - тип образования цепочек конидий, при котором новые конидии образуются в основании цепочки; самая старая конидия находится наверху.

Воротничок - имеющая вид воротничка структура, расположенная апикально или латерально на фиалидной конидиогенной клетке; остаток внешней стенки фиалидной конидиогенной клетки, появляющийся на ней после отделения первой конидии.

Гетероталлизм (от греч. *гетерос* - другой, различный + таллом) - раздельнополость, не сопровождающаяся морфологическим различием мужского и женского таллома и обнаруживающаяся лишь в половом процессе. Соединение (слияние, коньюгация) и образование перитециев может происходить только при взаимодействии различных талломов.

Голобластический конидиогенез - тип бластического конидиогенеза, при котором в образовании стенки конидии участвуют наружная и внутренняя стенки конидиогенной клетки.

Гомоталлизм (от греч. *гомос* - одинаковый + таллом) - обоеполость, все особи данного вида имеют морфологические и физиологически равноценные талломы. Соединение (слияние, коньюгация) и образование перетециев может происходить в пределах одного таллома.

Интеркалярные органы (от лат. *интеркаляре* - вкладывать, вставлять) - промежуточные, расположены не на верхушке, а в промежутке между клетками гиф (интеркалярные хламидоспоры и т.п.).

Классификация - выстраивание объектов в определенном порядке на основе

учета общих признаков.

Колония - совокупность вегетативных и репродуктивных структур, выросших из одной споры (конидии) или клетки гифы данного вида. Обычно типичные колонии образуются на плотных средах.

Конидиеносец (в иностранной литературе - конидиофор; от греч. *форос* - несущий + конидия) - гифа или клетка (клетки), которая несет конидиогенную клетку.

Конидиома - специализированная, мультигифальная структура, несущая конидии.

Конидия (от греч. *кониа* - пыль, *эйдос* - вид) - спора бесполого размножения, образуемая конидиогенной клеткой.

Ламеллярный (от лат. *ламина* - пластина) - пластинчатый.

Латеральные органы (от лат. *латералис* - боковой) - боковые органы, расположенные в сторону от осевой линии.

Локус (от лат. *locus* - место)- участок конидиогенной клетки, на (в) котором происходит образование конидии; имеет вид канала, снабженного воротничком.

Ложная головка (false head) - сферическое образование конидий (сухих или влажных) на вершине фиалиды без оболочки, в отличие от "настоящей" (true head) головки с оболочкой, формирующейся у спорангиев *Zygomycetes*.

Макроконидии - конидии, имеющие одну или несколько перегородок и характерную форму.

Микроконидии - конидии без перегородок или с 1 (реже-2) перегородками, обычно образуются обильно на простых или слаборазветвленных конидиеносцах, разнообразны по форме. Описание некоторых форм конидий приведено ниже:

- аллантоидные - колбасковидные; слабоизогнутые конидии с закругленными кончиками;
- булавовидные - с закругленным дистальным концом и с суженным и усеченным основанием;
- веретеновидные - прямые конидии, имеющие форму веретена, сужающиеся к конечным клеткам;
- овальные - конидии продолговатые, более широкие в средней части, симметричные, слабо закругленные на обоих кончиках;
- реповидные - почти круглые с крошечным сосочком на вершине;
- цилиндрические - имеют равный диаметр по всей длине клетки, закругленные на обоих кончиках;
- эллипсоидальные - более вытянутые, чем овальные конидии.

Мицелий (от греч. *микес* - гриб) - грибница, вегетативное тело грибов, состоящее из переплетающихся нитей, называемых гифами.

Морфология (от греч. *морфе* - форма, *логос* - учение) - наука о внешней форме, о закономерностях строения органов и их развития в процессе онтогенеза и филогенеза.

Номенклатура (от лат. *nomenclatura* - роспись имен)- систематическая единица с именем автора.

Палисадный слой конидиеносцев - слой, состоящий из расположенных параллельно и близко друг к другу конидиеносцев.

Парафизы апикальные - стерильные гифы, врастающие в полость молодого перитеция сверху ("с потолка") и часто полностью разрушающиеся в зрелых перитециях. Сумки врастают между апикальными парафизами. Настоящие парафизы врастают в полость перитеция между сумками от внутренних слоев его основания.

Парафизы предохраняют сумки от механического повреждения и высыхания.

Перидий (от греч. - *перидион* - мешочек) - внешняя, уплотненная оболочка плодовых тел аскомицетов.

Перитеций (от греч. *пери* - около, вокруг; *теке* - ящик) - полузамкнутые окрашенные плодовые тела, большей частью округлые или кувшиновидные с узким отверстием на вершине. Оболочка перитеция - перидий.

Перкуррентные конидиогенные клетки - пролиферирующие (прорастающие) прямо через открытый конец той же клетки, остающийся после отделения предыдущей конидии.

Плеоморфизм - наличие в жизненном цикле вида нескольких разных форм (морфологически разных спороношений).

Пролиферация (от лат. *пролес* - отпрыск, побег; *ферро* - несу) - последовательное развитие новых частей внутри старой стенки или нового клеточного материала в конидиогенной клетке. У некоторых видов отмечается пролиферация конидиеносцев.

Пролиферирующие конидиеносцы - конидиеносцы с интеркалярными фиалидами, неоднократно образующимися симподиально в процессе роста конидиеносца.

Поддерживающие клетки - согласно В.Б.Куку (W.B.Cook, 1974), для удобства термин конидиофор употребляется либо как структура, поддерживающая конидиогенные клетки, либо как поддерживающие и конидиогенные клетки. В нашем толковании, поддерживающие клетки - верхушечные клетки конидиеносца непосредственно под конидиогенными клетками.

Реверс - обратная сторона колонии при культивировании гриба на плотной среде.

Септа - перегородка.

Симподиальные конидиогенные клетки (от греч. *сим* - вместе, *пус*, род. пад. *подос* - нога) - полибластические клетки, пролиферирующие так, что их главная ось удлиняется за счет последовательного роста апексов, каждый из которых развивается позади и с одной стороны от предыдущего апекса, прекратившего с образованием конидии свой рост.

Систематика (от греч. *система* - соединение) - наука, имеющая своей задачей установление родственных отношений между видами и группами видов и разработку естественной классификации на основе их филогенеза.

Склероций (от греч. *склерос* - твердый, жесткий) - очень плотное сплетение гиф мицелия, заполненных питательными веществами и содержащих мало воды, благодаря чему склероции устойчивы к воздействию неблагоприятных факторов, способствуют длительному выживанию гриба. При определенных условиях склероций прорастает мицелием.

Строма (от греч. - *ложе*) - масса плотно переплетенных вегетатавных гиф мицелия, составляющих своеобразную структуру, иногда склероциальной формы, на которой формируется спороношение; иногда состоит только из нескольких клеток

Таксон (от греч. *таксис* - расположение в порядке, построение) - систематическая единица (например, вид, род, семейство, порядок, класс).

Таксономия (от греч. *таксис* - расположение в порядке, построение; *номос* - закон) - учение о принципах классификации организмов.

Таллом - (от греч. *таллос* - отпрыск, молодая ветка) - вегетативное тело, слоевище грибов, лишайников, не дифференцированное на органы.

Телеоморфа - совершенная стадия сумчатых грибов.

Терминальные органы - (от лат. *терминалис* - находящийся на конце) - верхушечные органы, развивающиеся на верхушках гиф, конидиеносцев и других структур.

Хламидоспора (от греч. *хламис* - плащ, мантия + спора) - клетки, отделенные от других клеток гиф или конидий толстой оболочкой, шаровидные или широкоовальные, имеющие обычно диаметр больше, чем клетки гиф и конидий, в которых они образуются. Содержат много липидов и других запасных питательных веществ.

Эндогенная спора - (от греч. *эндон* - внутри + спора) - спора, образующаяся внутри клетки.

Энтеробластический конидиогенез - тип бластического конидиогенеза, при котором стенки конидиогенной клетки не участвуют в формировании клеточных стенок конидии; клеточная стенка конидии формируется заново.

Литература

1. Билай В.И. Фузарии. Киев, Изд. АН УССР, 1955, 320 с.

2. Билай В.И. Фузарии (биология и систематика). Киев, “Наукова Думка”, 1977, 442 с.

3. Билай В.И. Методы экспериментальной микологии. Справочник. Киев, ”Наукова Думка”, 1982, 550 с.

4. Билай В.И. Микроорганизмы - возбудители болезней растений. Справочник. Киев, ”Наукова Думка”, 1988, 550 с.

5. Билай В.И. Основы общей микологии. Киев, Выща шк., 1989, 392 с.

6. Бондарцев А.С. Шкала цветов. /Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.-Л., 1953, 1106 с.

7. Бондарцев А.С. Шкала цветов. /Пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях. М.-Л., 1954, 27 с.

8. Викторов Д.П. Краткий словарь ботанических терминов. М.-Л. “Наука”, 1964, 177 с.

9. Гагкаева Т.Ю., Левитин М.М. Современное состояние таксономии грибов комплекса *Gibberella fujikuroi*. /Микология и фитопатология, 39, 6, 2005, с. 1-14 (обзоры и дискуссии).

10. Гарибова Л.В. Обзор и анализ современных систем грибов. Петрозаводск, 1999, 28 с.

11. Захаров И.А., Кожин С.А., Кожина Т.Н., Федорова И.В. Сборник методик по генетике дрожжей-сахаромицетов. Л. ”Наука”, 1976, 112 с.

12. Иващенко В.Г., Шипилова Н.П. Грибы рода *Fusarium* на семенах хлебных злаков в основных зерновых регионах России (ареалы, частота встречаемости, соотношение). СПб-Пушкин, 2004, 19 с.

13. Кирпичников М.Э., Забинкова Н.И. Русско-латинский словарь для ботаников. Л. “Наука”, 1977, 854 с.

14. Кухлинг Х. Справочник по физике. М., “Мир”, 1982, 519 с.

15. Левитин М.М., Шестопалов С.В. Типы спаривания и гибридизация штаммов *Drechslera* (*Helminthosporium*) *teres*. /Труды ВИЗР, 49, 1976, с. 27-29.

16. Литвинов М.А. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л., “Наука”, 1967, 303 с.

17. Михайлова Л.А., Гультяева Л.И., Кокорина Н.М. Лабораторные методы культивирования возбудителя желтой пятнистости пшеницы *Pyrenophora tritici-repentis.* /Микология и фитопатология, 36, 1, 2002, с. 63-68.

18. Наумов Н.А. Пьяный хлеб. Наблюдения за несколькими видами рода *Fusarium*. Петроград, 1916, 216 с.

19. Наумов Н.А. Методы микологических и фитопатологических исследований. М.-Л., 1936, 272 с.

20. Наумова Н.А. Анализ семян на грибную и бактериальную инфекцию. Л., Колос, 1970, 208 с.

21. Райлло А.И. Диагностическая оценка морфологических и культуральных признаков у видов рода *Fusarium*. Л.-М., ВАСХНИЛ, серия XVII, 12, 1935, 97 с.

22. Райлло А.И. Грибы рода Фузариум. М., ГИСХЛ, 1950, 415 с.

23. Руководство для изучения бактериальных болезней растений. Под ред. Израильского В.П. Колос, М., 1968, 343 с.

24. Сидорова И.И. Класс Аскомицеты. Класс Несовершенные грибы. /Жизнь растений, 2, под ред. М.В.Горленко. М., “Просвещение”, 1976, 479 с.

25. Степанова М.Ю., Сидорова С.Ф. Питательная среда для количественного определения *F. oxysporum* в полевой почве. /Микология и Фитопатология, 15, 1, 1981, с.60-62.

26. Фрилинг Г., Ауэр К. Человек- цвет- пространство. М., 1973, 116 с.

27. Backhouse D., Burgess L.W., Summerell B.A. and Liddell C.M. A species concept for *Fusarium*: the integration of information. /Proc. V Europ. *Fusarium* Seminar. Hungary, Szeged, 25, 3/2, 1997, p. 527-532.

28. Booth C. The genus *Fusarium.* Commonwealth Mycological Institute. Kew. Surrey. UK.

1971. 237 p.

29. Booth C. Perfect states (teleomorphs) of *Fusarium* species. /*Fusarium*: Diseases, Biology, and Taxonomy. P.E.Nelson, T.A.Toussoun, and R.J.Cook. Pennsylvania State University Press, University Park, 1981, p. 446-452.

30. Buxton E.W. Heterokaryosis and variability in *Fusarium oxysporum* f. *gladioli*. /J. Gen. Microbiol, 10, 1, 1954, p. 71-84.

31. Charles W., Bacon, Dorothy M., Michael D.Richarelson. A corn seeding assay for resistance to *F. moniliforme*. /Plant Disease, 78, 3, 1994, p. 302-306.

32. Cooke Wm. Bridge. Terminology of the *Fungi imperfecti.* /Mycopathol. et Mycol. Applicata, 53, 1-4, 1974, p. 45-67.

33. De Tempe J. Three years of field experiments on seed-borne diseases and seed treatments of cereals. /Proc. Inter. Seed Testing Association, 23, 1958, p. 38-67.

34. De Tempe J. International seed testing Association. Handbook on seed health testing, Wageningen, 1961, p. 1.

35. Duthie J. A., Hall R. Transmission of *Fusarium graminearum* from seed to stem of winter wheat. /Plant Pathology, 36, 1987, p. 33-37.

36. Fransis R.G., Burgess L.W. Characteristics of two populations of *Fusarium roseum "graminearum"* in eastern Australia. /Trans. Br. Mycol. Soc., 68, 3, 1977, p. 421-427.

37. Fisher N.L., Burgess L.W., Toussoun T.A., Nelson P.E. Carnation leaves as substrate preserving cultures of *Fusarium* species. /Phytopathology, 72, 1, 1982, p. 151-153.

38. Gerlach W., Nirenberg H. The genus *Fusarium* - a pictorial Atlas. Mitt. Biol. Bundesanst. Land- u. Forstwirsch. Berlin-Dachlem 209, 1982, 406 p.

39. Gilbert J., Kromer U., McCallum B. National *Fusarium* head blight forum. Best Western Ramkota Inn Sioux Falls, South Dacota. 1999. Poster.

40. Gordon W.L. The occurens of *Fusarium* species in Canada. II. Prevalens and taxonomy of *Fusarium* species in cereal seeds. /Can. J. Bot., 30, 2, 1952, p. 209-251.

41. Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C. and Pegler D.M. Ainsworth and Bisby’s Dictionary of the fungi. Eighth Edition. Cambridge: CAB International, 1995, 616 p.

42. Hewett P.D.A. Cereal seed-borne diseases - changing control procedures. /Adas. Q. Rev., 14, 1, 1974, p. 41-52.

43. Index of Fungi. Сайт в интернете http://www.indexfungorum.org

44. Ioffe A.Z. The mycoflora of overwintered cereals and its toxicity. /Bulletin of the research council of Israel. Section D. Botany, 9D, 3, 1960, p. 101-126.

45. Ioffe A.Z. A modern system of *Fusarium* taxonomy. /Mycopathologia et Mycologia applicata, 53, 1-4, 1974, p. 201-228.

46. Ioffe A.Z., Palti J. *Fusarium equiseti* (Cda.).Sacc. in Israel. /Israel J. Bot., 16, 1, 1967, p. 1-18.

47. Kedera C.J., Leslie J.F. and Claflin L.E. General diversity of *Fusarium* section *Liseola* (*Gibberella fujikuroi*) in individual maize stalks. /The American Phytopathological Society, 84, 6, 1994, p. 603-606.

48. Kirk P.M., Ansell A.E. Authors of Fungal names. International Mycological Institute. An Institute of CAB International, 1992, 95 p.

49. Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C., Stalpers J.A. Ainsworth and Bisby’s Dictionary of the fungi. Nineth Edition. Cambridge: CAB Internatinal, 2001, p.

50. Klotz L.V., Nelson P.E., Toussoun T.A. A medium for enhancement of chlamydospore formation in *Fusarium* species. /Mycologia, 1, 1, 1988, p. 108-109.

51. Leslie J.F. *Giberrella fujikuroi*: available populations and variable traits. /Can. J. Bot, 73, 1, 1995, p. 282-291.

52. Malgorzata M., Chelcowski J., Brayfford D., Visconti A., Kwasna H., Perkowski J. *F. graminearum* Shw. (Teleomorph.*G. zeae* Schw. Petch) - cultural characteristics. Pathogenicity towards cereal seedlings and ability to produce mycotoxins. /Phytopathology, 124, 1, 1989, p. 143-148.

53. Messiaen C.M. and Cassini R. Recherches sur les fusarioses. IV. La systematique des *Fusarium.* /Ann. Epyphyt, 19, 3, 1968, p. 387- 454.

54. McMullen M.P., Stack R.W. Effects of isolation techniques and media on the differential

isolation of *Fusarium* species. /The American Phytopathological Society, 73, 3, 1983, p. 458-462.

55. Nash J.M, Snyder W.C. Quantitative estimations by plate counts of propagules of the bean root-rot *Fusarium* in field soils. /Phytopathology, 52, 5, 1962, p. 567-572.

56. Nelson P.E., Toussoun T.A., Marasas W.F.O. *Fusarium* spesies: An Illustrated Manual for Identification. Pennsylvania State University Press, University Park and London. 1983, 193 p.

57. Nelson P.E., Toussoun T.A., Burgess L.W., Marasas W.F.O., Liddell C.M. Isolating, identifying and producing inoculum of pathogenic species of *Fusarium*. Methods for evaluatings pesticides for control of plant pathogens. /The American Phytopathological Society, 1, 1986, p. 53-58.

58. Nelson P.E., Plattner R.D., Shacheiford D.D., Desjardins A.E. Producing of fumonisins by *F. moniliforme* strains from various substrates and geographic areas. /Appl. Environm. Microbiol., 57, 1991, p. 2140-2142.

59. Nirenberg H.I. Untersuchungen uber die morphologische und biologische Differenzierung in der *Fusarium* - section *Liseola.* /Mitt. Biol. Bundesanst. Land -Forstwirtsch. Berlin - Dahlem., H. 169, 1976, 117 p.

60. Nirenberg H.I. A simplified method for identifying *Fusarium* spp. occurring on wheat. /Can. J. Bot., 59, 1981, p. 1599-1609.

61. Nirenberg H.I. Recent advances in the taxonomy of *Fusarium.* /Studies in Mycology, 32, 1990, p. 91-101.

62. Nirenberg H.I. Morfological differentiation of *Fusarium sambucinum* Fuckel sensu stricto, *F. torulosum* (Berk. & Curt.) Nirenberg comb. nov. and *F. venenatum* Nirenberg sp. nov. /Mycopathologia, 129, 2, 1995, p. 131-141.

63. Nirenberg H.I., Aoki T. *Fusarium nisikadoi*, a new species from Japan. /Mycoscience, 38, 1997, p. 329-333.

64. Nirenberg H.I., O'Donnell K. New *Fusarium* species and combinatios within the *Gibberella fujikuroi* species complex. /Mycologia, 90, 3, 1998, p. 434-458.

65. O'Donnell K. Progress towards a phylogenetic classification of *Fusarium.* /Sydowia - an international journal of mycology, 48, 1, 1996, p. 57-70.

66. Oswald J.W. Culturial variation, taxonomy and pathogenicity of *Fusarium* species associated with cereal root-rots. /Phytopathology, 39, 3, 1949, p. 359-376.

67. Pascoe I.G. *Fusarium* morphology. I: Identification and characterization of a third conidial type, the mesoconidium. /Mycotaxon, 37, 1990, p. 121 -160.

68. Pelhate J. Evolution de la mycoflore des semences su cours du stockage. /Ann. Phytopathol., 11, 4, 1979, p. 552-558.

69. Proceedings of the Internaional seed Testing Association, 33, 3, 1968, p. 441.

70. Raicu Cr., Baciu D. Pathologia semintei. Bucuresti, 1978, 195 p.

71. Ridgway R. Color standards and color nomenclature. Washington, 1912, 95 p.

72. Seemüller E. Untersuchungen uber die morphologiche und biologische Differenzierung in der *Fusarium* - Section *Sporotrichiella.* /Mitteilungen aus der Biologichen Bundesanstalt fur Land und Forstwirtschaft. Berlin-Dahlem, 127, 1968, 93 p.

73. Sidhu G.S. Sexual and parasexual variability in soil fungi with special reference of *F. moniliforme.* /Phytopathology, 73, 6, 1983, p. 952-955.

74. Snyder W.C., Toussoun T.A. Current Status of Taxonomy in *Fusaium* species and their Perfect stages. /Phytopathology, 55, 8, 1965, p. 833 -837.

75. Tschanz A.T., Horst R.K., Nelson P.E. A substrate for uniform production of perithecia in *Gibberella zeae.* /Mycologia, LXVII, 6, 1975, p. 1101-1108.

76. Windels C.E. Current Status of *Fusarium* Taxonomy. /The American Phytopathological Society, 81, 9, 1991, p. 1048-1051.

77. Wyk P.S. van. et al. Geographic distribution and pathogenicity of *Fusarium* species associated with crown rot of wheat in the Orange Free State, South Africa. /Phytophylactica, 19, 3, 1987, p. 343-344.

78. Ylimaki A. The mycoflora of cereal seeds and some feedstuffs. /Annales Agriculturae Fenniae, 20, 1981, p. 74-88.

79. Yli-Mattila T., Paavanen-Huhtala S., Bulat S.A., Alekhina I.A., Nirenberg H.I. Morphological and phylogenetic analysis of *Fusarium avenacium, F. arthrosporioides, F. tricinctum* species complex - a polyphasic approach. /Mycological Research, 106, 2002, p. 655-669.

Содержание

Систематика и диагностика грибов рода Fusarium
на зерновых культурах. СПб, 2008, 84 с.

Надежда Петровна Шипилова, Владимир Гаврилович Иващенко

Научное издание. RIZO-печать
ИННОВАЦИОННЫЙ ЦЕНТР ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ
Лицензия ПЛД № 69-253. Подписано к печати 28 марта 2008 г.